ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 94

6

ИЮНЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

Учредители:

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **И. И. Шамров**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. В. Гусихина, М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *Н. М. Крыловой*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 94, № 5: 29.05.2009.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 27.05.2009. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.4. Уч.-изд. л. 13.4. Тираж 338 экз. Тип. зак. № 1058. С 91

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 581.45 : 581.82.821

© А. А. Паутов

РОЛЬ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ КОРРЕЛЯЦИЙ В ВОЗНИКНОВЕНИИ ГЕТЕРОСТОМАТНОСТИ

A. A. PAUTOV. ROLE OF THE MORPHOGENETIC CORRELATIONS IN THE ORIGIN OF HETEROSTOMATAL STRUCTURE

С.-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
E-mail: irapautova@mail.ru
Поступила 22 12.2008

Изучено строение эпидермы развивающихся листьев *Populus tremula* L. (изменение размера клеток, время заложения устьиц, их тип). Выявлены устьица трех типов: парацитные, латероцитные и промежуточные между аномоцитными и латероцитными. Показано, что организация устьичного аппарата зависит от времени его заложения и формирования. Сделан вывод о том, что гетеростоматность может возникать в результате изменения на разных этапах развития листа согласованности в росте замыкающих и околоустьичных клеток.

Ключевые слова: лист, эпидерма, устьице, гетеростоматность, гистогенез, морфогенетические корреляции, *Populus tremula*.

В эпидерме сформированных листьев цветковых растений нередко одновременно присутствуют устьица нескольких типов. Данное явление получило название полиморфизма устьиц (Тимонин, 1986), гетеростоматности (Баранова, 1990) и др. Несмотря на ряд высказанных сомнений, можно считать установленным тот факт, что гетеростоматность не снижает таксономической ценности такого признака, как тип устьичного аппарата (Баранова, 1990). Для решения соответствующих задач может быть использован спектр стоматотипов и их процентное соотношение. Таким образом, проявление гетеростоматности таксоноспецифично. Вместе с этим вопрос о природе явления и его функциональном значении остается открытым. Последнее важно для понимания места гетеростоматности в эволюции листа цветковых растений. Уместно отметить, что данные, полученные в ходе изучения порядка *Magnoliales*, раннемеловых цветковых, а также отдельных семейств покрытосеменных и призванные ответить на вопрос о примитивности — продвинутости гомостоматных и гетеростоматных листьев, оказались противоречивыми. Одни из них свидетельствуют в пользу первого варианта, другие — второго (Баранова, 1990). В то же время в проявлении самой гетеростоматности у различных видов растений обнаружен ряд характерных черт. Во-первых, не все имеющиеся в эпидерме листа типы устьиц представлены в равной мере. Обычно среди них выделяется резко преобладающий тип (Pant, Benerji, 1965; Den Hartog, Baas, 1978; Баранова, 1986). Во-вторых, наряду с различными типами устьиц в эпидерме нередко присутствуют переходные между ними формы (Patel, Inamdar, 1971; Den Hartog, Baas, 1978). В-третьих, различия между устьичными аппаратами разных типов зачастую имеют количественный характер, что проявляется в числе и размере расположенных рядом с устьицами клеток (Anderson, 1983; Тимонин, 1984). В-четвертых, воз-

никновение в ходе гистогенеза эпидермы листа устьиц разного типа может происходить на основе одного способа развития (Stace, 1965; Nautiyal, Singh, Pant, 1976; Тимонин, 1986). По крайней мере часть из приведенных фактов указывает на то, что становление гетеростоматности в процессе развития листа носит закономерный характер.

Данная работа посвящена изучению развития эпидермы листа *Populus tremula* L., оценке ее строения в периоды заложения и формирования устьиц разного типа. Цель работы — выявление морфогенетических корреляций, оказывающих влияние на возникновение гетеростоматности в ходе гистогенеза покровной ткани листа.

Материал и методика

Изучено строение эпидермы 68 разновозрастных листьев с 9 растущих годичных побегов *Populus tremula*. Выбор тополя дрожащего в качестве основного объекта исследования обусловлен накопленными к настоящему времени данными о структурном разнообразии устьиц в эпидерме листьев у представителей рода *Populus* (Тимонин, 1986; Паутов, 1988). Материал собран в парке Биологического НИИ С.-Петербургского государственного университета. Его фиксация (70%-й спирт) и изготовление препаратов проведены по традиционным методикам. Мелкие зачатки листьев целиком, а у более крупных зачатков и выросших листьев фрагменты из средней части пластинки просветляли в жавелевой воде (Прозина, 1960). Измерения размеров клеток и подсчет их числа на единице поверхности листа проведены по рисункам, изготовленным с помощью рисовального аппарата РА-6. Сопоставление разновозрастных листьев всех изученных побегов выявило идентичность происходящих в их эпидерме изменений числа и размера клеток, типа устьиц, устьичного индекса. С целью получения более точных количественных данных по соотношению числа устьиц разного типа для листьев одного из побегов была увеличена площадь фрагментов, на которой такие подсчеты проводились со стандартных 200×200 мкм^2 до 0.5 мм^2. Устьица в эпидерме изучаемого листа могли находиться на разных стадиях развития. Тип устьичного аппарата оценивался только для тех устьиц между замыкающими клетками которых имелась устьичная щель. Устьичный индекс подсчитывался с учетом всех заложившихся в наблюдаемый момент устьиц независимо от стадии развития, на которой они находились.

Строение поверхности листьев изучено на сканирующем электронном микроскопе JSM-35. Объекты исследования обезвоживали в серии спиртов, проводили через смесь изоамилацетата со спиртом и чистый изоамилацетат. Затем образцы высушивали при критической точке жидкой углекислоты. Сухие объекты наклеивали на столики, напыляли золотом и изучали в микроскопе.

Вычисление параметров роста листа проведено по методике, разработанной Б. Р. Васильевым с соавт. (Васильев и др., 1973). Возраст изученных листьев оценен с помощью пластохронного индекса LPI (Erickson, Michelini, 1957).

Результаты

Листья *P. tremula* гипостоматного типа. В их эпидерме встречаются устьица трех типов: парацитные, латероцитные и промежуточные между латероцитными и аномоцитными (в дальнейшем — промежуточного типа) (см. таблицу-вклейку). Парацитные устьица сопровождаются с каждой стороны одной или более побочны-

ми клетками, параллельными их длинной оси. Они не смыкаются на полюсах устьица. Там лежат основные клетки эпидермы (см. таблицу-вклейку, *4*). Длина устьиц 23.3 ± 0.4 мкм. По бокам латероцитных устьиц располагается обычно 3—6 побочных клеток. Последние нередко образуют вследствие продольных делений 2—3 слоя параллельно лежащих клеток. На полюсах устьиц находятся неспециализированные клетки эпидермы (см. таблицу-вклейку, *2, 3*). Длина устьиц 26.2 ± 0.3 мкм. Устьица третьего типа окружены 8—11 более или менее равномерно расположенными клетками, которые, как и у первых двух типов, нередко претерпевают деления, параллельные боковым стенкам устьиц. В результате возникают ряды клеток, радиально расходящиеся от них (см. таблицу-вклейку, *1*). Длина устьиц 30.0 ± 0.5 мкм.

Устьица описываемых типов отчасти различаются по своему положению относительно поверхности листа. Замыкающие клетки парацитных устьиц лежат на одном уровне с побочными клетками (см. таблицу-вклейку, *6, 8*). В устьичном комплексе промежуточного типа побочные клетки подстилают замыкающие. В результате само устьице оказывается приподнятым над поверхностью листа (см. таблицу-вклейку, *5*). Что касается латероцитных устьиц, то при наличии большого числа побочных клеток они сходны по своему расположению с устьицами промежуточного типа, т. е. приподняты над поверхностью. В остальных случаях не отличаются по данному признаку от парацитных устьиц.

Выделив встречающиеся у *P. tremula* типы устьиц, попытаемся оценить время и очередность их возникновения в ходе морфогенеза листа осины.

Кривая роста листа *P. tremula* имеет типичный сигмоидный характер и может быть описана с помощью логистической функции (рис. 1). Такая кривая имеет, как известно, две точки перегиба (T_1, T_2), которые разбивают весь период роста на три фазы (Васильев и др., 1973). Первая из них длится в нашем случае от момента заложения листового примордия на конусе нарастания до первой критической точки (T_1), в которой площадь пластинки растущего листа достигает более 6.5 $см^2$ (21 % от окончательного размера), а его возраст (LPI) составляет 3. Вторая, так называемая основная фаза роста, продолжается от T_1 до T_2. Площадь пластинки листа в точке T_2 несколько превышает 24.5 $см^2$ (79 % от окончательного размера), а его пластохронный индекс — 5. Максимальная скорость роста пластинки листа 9 $см^2$/ LPI. Она достигается при пластохронном индексе 4. В этот момент площадь пластинки превышает 15.5 $см^2$.

Устьица закладываются в ходе морфогенеза листа продолжительное время. Впервые они обнаружены в эпидерме листового зачатка, имеющего несколько

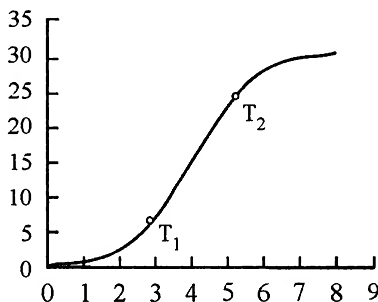


Рис. 1. Теоретическая кривая роста листа *Populus tremula*.

По оси абсцисс — пластохронный индекс листа (LPI); по оси ординат — площадь пластинки ($мм^2$). T_1, T_2 — критические точки роста.

миллиметров длины. Массовое заложение устьиц происходит при LPI = 2 и 3 (рис. 2, *1*, *3*). Площадь пластинки листа по достижении им LPI = 2 составляет немногим более 3 см^2 (около 10 % от окончательного размера). Устьичный индекс возрастает в этот момент с 0.5 %, наблюдаемого при LPI = 1, до 5 %. На 1 мм^2 такого листа насчитывается порядка 600 устьиц, однако 3/4 из них представляет собой еще неподелившиеся материнские клетки замыкающих клеток.

При LPI = 3, во время второго массового заложения устьиц, площадь пластинки составляет почти 5.5 см^2 (более 17 % от окончательного размера). Устьичный индекс такого листа около 11 %, а на 1 мм^2 его поверхности насчитывается около 900 устьиц. Более 70 % этих устьиц представлены неподелившимися материнскими клетками замыкающих клеток. Последние деления материнских клеток отмечены при LPI = 5.

В эпидерме развивающегося листа происходит закономерное изменение соотношения устьиц разных типов. На ранних этапах его роста преобладают устьица промежуточного и латероцитного типов (рис. 3). На их долю при LP I= 1 приходится 97.1 % от общего числа устьиц. Удельный вес названных типов постепенно снижается. Прежде всего, это касается устьиц промежуточного типа, которых уже при LPI = 3 насчитывается только 2.2 %. Доля латероцитных устьиц в период LPI = 1—3 снижается незначительно, с 61.8 до 55.1 %, но их строение не остается постоянным. Можно отметить определенную тенденцию в его изменении, проис-

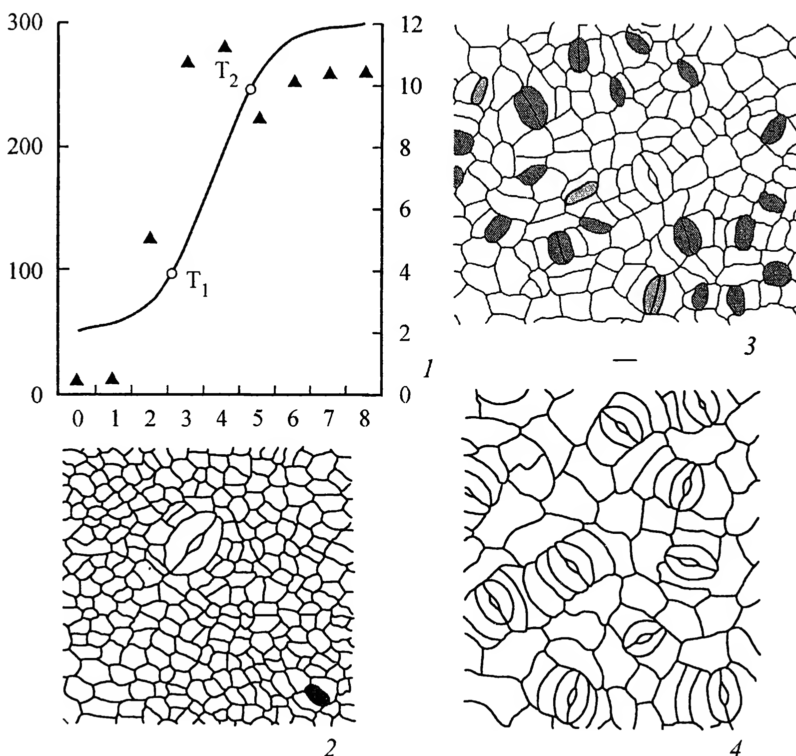


Рис. 2. Строение эпидермы разновозрастных листьев *Populus tremula*.

1 — изменение площади наружной тангентальной стенки основных клеток (теоретическая кривая) и устьичного индекса (треугольники) в эпидерме растущего листа. По оси абсцисс — возраст листа (LPI), по оси ординат: слева — площадь стенки (мкм^2), справа — устьичный индекс (%); *2*—*4* — фрагменты эпидермы разновозрастных листьев (LPI 1, 3, 6 соответственно). Затонированы развивающиеся устьица. Масштабная линейка — 10 мкм.

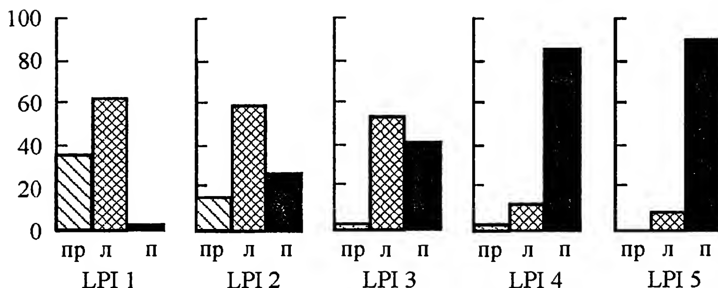


Рис. 3. Соотношение устьиц разных типов в эпидерме растущего листа *Populus tremula*.
По оси абсцисс — типы устьиц: пр — промежуточный, л — латероцитный, п — парацитный; по оси ординат — доля устьиц перечисленных типов от общего их числа в ткани (%).

ходящем с увеличением возраста листа. Число побочных клеток колеблется в этом типе, как было отмечено выше, от 3 до 6. На протяжении первой фазы роста листа удельный вес устьиц с тремя побочными клетками увеличивается: при LPI = 1 их более 20 % от общего числа латероцитных устьиц, 2 — 45 %, 3 — 70 %. На фоне этих событий постепенно повышается и удельный вес в ткани парацитных устьиц: с 2.9 % от общего число устьиц при LPI = 1 до 91.1 % при LPI = 5. Доминирующим этот тип становится между LPI = 3 и 4.

Устьица закладываются и формируются при разном размере и параметрах роста окружающих их клеток покровной ткани (рис. 2). Изменение размера основных клеток, как и размера листа в целом, описывается S-образный кривой (рис. 2, *1*). Первой критической точки растущие клетки достигают при LPI = 2.8, когда площадь их наружных тангентальных стенок составляет около 100 мкм^2. Второй точки — при LPI = 4.8 и площади около 240 мкм^2. Максимальная скорость их роста (80 мкм^2/LPI) наблюдалась при LPI = 3.8.

Выше было показано, что при LPI = 1 в эпидерме развивающего листа преобладают латероцитные устьица с большим числом побочных клеток и устьица промежуточного типа (рис. 3). Речь здесь идет об уже сформированных устьицах. Оценим скорость роста и размер клеток эпидермы несколько раньше, когда только происходило их заложение. Площадь основных клеток эпидермы при LPI = 0 оказалась более 15 % от окончательной, а скорость ее увеличения составила 2 мкм^2/LPI.

Первая вспышка заложения устьиц отмечена при LPI = 2, когда размер клеток насчитывал более 25 % от окончательного, а скорость их роста равнялась немногим более 24 мкм^2/ LPI. Заложившиеся в этот период устьица оказались по большей части латероцитными с тремя побочными клетками (рис. 3).

Второй пик заложения устьиц, главным образом парацитных, пришелся на LPI = 3. Размер клеток эпидермы достиг в этот момент почти 40 % от окончательного, скорость их роста составила более 60 мкм^2/LPI.

Обсуждение

Проведенное исследование показало, что организация устьичного аппарата в значительной мере зависит от времени его заложения и формирования в ходе морфогенеза листа *P. tremula*. Устьица промежуточного между анамоцитным и латероцитным типами характерны для начала, латероцитные — для всей первой фазы его роста. При этом с увеличением возраста листа число побочных клеток у вновь

возникающих латероцитных устьиц сокращается по сравнению с ранее заложившимися устьицами этого типа. Парацитные устьица получают значительное развитие с начала второй фазы, а с ее середины доминируют в эпидерме листа осины. Таким образом, представленный в таблице-вклейке, *1—4* ряд устьиц отражает реально происходящее в ходе гистогенеза покровной ткани их появление.

Становление данного ряда структурных типов устьиц скоррелировано с изменением размера и скорости роста основной массы клеток эпидермы. Можно предположить, что эта связь носит неформальный характер. Увеличение формирующихся устьиц в покровной ткани, сложенной мелкими, медленно растущими клетками у листового зачатка возраста LPI = –1—1, возможно только при делении примыкающих к ним клеток (рис. 2, *1*, *2*). В результате каждое устьице оказывается окруженным большим числом таких клеток (промежуточные и латероцитные устьица с большим числом побочным клеток). Клетки, окружающие в этот период устьица, ничем не отличаются от остальных клеток эпидермы. Иная ситуация возникает при заложении устьиц, которые разовьются в парацитные (LPI = 3). В этот период клетки эпидермы достигают значительного размера и вступают в фазу максимальной скорости роста (рис. 2, *1*, *3*). Между этими двумя возрастными состояниями листа закладываются устьица, рост которых все в большей степени согласован с ростом граничащих с ними клеток. Они и образуют ряд переходных устьичных комплексов, в котором постепенно сокращается число, но увеличивается размер побочных клеток. Необходимо отметить, что рост основных и побочных клеток эпидермы носит строго сопряженный характер. Коэффициент корреляции между изменением их размеров приближается к единице. Они не отличаются по своей величине на первых этапах развития листа (до LPI = 1 включительно), одновременно вступают и выходят из фазы максимальной скорости роста. Побочные клетки обладают более низкой скоростью роста и соответственно меньшими окончательными размерами. Площадь их наружных тангентальных клеток в сформированной эпидерме в среднем на 30 % меньше аналогичных стенок основных клеток.

Таким образом, гетеростоматность, или полиморфизм, устьиц может возникать в результате изменения на разных этапах развития листа согласованности в росте замыкающих и соседних с ними клеток эпидермы. В данном случае мы имеем, судя по всему, дело с классическим примером морфогенетической корреляции, которая реализуется посредством прямого контакта между разными частями целого. На таких корреляциях покоится, по мнению И. И. Шмальгаузена (1982), большинство соотношений в величине, форме и расположении отдельных элементов целого, в нашем случае — устьиц и примыкающих к ним клеток эпидермы. Результаты работы полностью согласуются с представлениями о том, что структурные преобразования нередко связаны с изменением относительных сроков процессов развития. Действительно, в ходе развития листа *P. tremula* устьица закладываются неоднократно. Каждый раз клетки, окружающие формирующиеся устьица, обладают разными параметрами роста, что и приводит к возникновению устьичных комплексов разного строения. Аналогичная картина наблюдается и у других видов. В частности, она до деталей повторена у *Populus alba* L. (Паутов, 1988). Это касается изменения устьичных комплексов, закладывающихся на разных этапах морфогенеза листа, а также положения устьиц относительно поверхности эпидермы. Устьица, которые закладываются первыми в ходе гистогенеза эпидермы, приподняты над ее поверхностью (см. таблицу-вклейку, *7*), остальные лежат на одном уровне с прочими клетками ткани. D. B. Dunn с соавт. (1965) выделяют в эпидерме листьев первичные и вторичные устьица.

Устьица не только закладываются, но и начинают функционировать в разное время при разном состоянии покровной ткани. Строение парацитных и малоклеточных латероцитных устьиц, а именно расположение рядом с ними относительно крупных, сильно вакуолизированных клеток, обеспечивает при изменении их тургора возможность латерального изгибания замыкающих клеток, в ходе которого они вдавливаются в побочные клетки (см. таблицу-вклейку, *4*, *8*; рис. 2, *4*). Иначе обстоит дело с устьицами, возникающими на ранних этапах развития листа. Наличие возле каждого из них большого числа мелких, слабо вакуолизированных клеток неизбежно должно оказывать значительное противодействие латеральному изгибанию замыкающих клеток (см. таблицу-вклейку, *1*; рис. 2, *2*). В связи с этим обращает на себя внимание положение данных устьиц. Они лежат не на одном уровне с остальными клетками эпидермы, а приподняты над покровной тканью (см. таблицу-вклейку, *5*). Скорее всего, открывание и закрывание таких устьиц, если оно вообще происходит, в значительной степени обусловлено движениями замыкающих клеток в вертикальном направлении. По мнению C. A. Stace (1965), не исключена возможность их функционирования в качестве гидатод. Правда, это относится к тем из них, что лежат на жилках. В остальных случаях, как полагают, они идентичны по своему функциональному назначению обычным устьицам.

Обсуждая морфологические особенности первичных устьиц, необходимо отметить еще один момент. Устьица испытывают в формирующейся ткани давление со стороны делящихся и увеличивающихся в размерах окружающих их клеток, о чем свидетельствуют случаи их деформации и сдавливания (см. таблицу-вклейку, *9*). В организации устьиц, закладывающихся на разных этапах развития листа, данная проблема решается по-разному. Устьица промежуточного типа отделяются в процессе заложения от будущих побочных клеток скошенными стенками (см. таблицу-вклейку, *7*). В дальнейшем по мере своего роста побочные клетки врастают под замыкающие, приподнимая их над поверхностью эпидермы (см. таблицу-вклейку, *5*), что уменьшает эффект сдавливания. У основной массы устьиц листа осины (парацитные и латероцитные устьица с небольшим числом побочных клеток) наружные и внутренние тангентальные стенки растущих побочных клеток в меньшей (см. таблицу-вклейку, *6*) или большей степени (см. таблицу-вклейку, *10*) перекрываются с замыкающими клетками. В ряде случаев побочные клетки практически полностью смыкаются над устьицем, оставляя между собой только узкую щель. Снижению давления со стороны побочных клеток на замыкающие способствуют, вероятно, более низкие темпы их роста и меньшие окончательные размеры по сравнению с основными клетками эпидермы.

Изложенная точка зрения позволяет понять причины, по крайней мере, некоторых случаев образования в эпидерме одного и того же листа устьиц разного типа. С ее позиций можно объяснить возникновение отмеченных во вводной части статьи черт, обычно сопровождающих гетеростоматность: количественный характер наблюдаемых между устьицами различий, неодинаковую представленность устьиц разных типов, наличие среди них преобладающего типа и переходных форм. Заложение устьиц в эпидерме растущего листа происходит на протяжении длительного времени, при разной согласованности роста замыкающих и околоустьичных клеток. Отсюда количественные различия в строении устьиц, заложившихся на разных этапах развития листа, наличие переходных форм. Параметры роста клеток на этапе, когда происходит заложение и формирование основной массы устьиц, определяют доминирующий тип последних в покровной ткани. Например, у изученных листьев осины бóльшая часть устьиц закладывается при LPI = 3. В случае их заложения в более ранние сроки при LPI = 1 доминирующими бы были

уже не парацитные, а латероцитные устьица. Если гистогенез эпидермы листа, в том числе время наступления этапов заложения устьиц, массовость появления устьиц на каждом из них, относительные размеры устьиц и остальных клеток данной ткани, параметры изменения числа и размера последних и тому подобное видоспецифичны, то можно ожидать, что видоспецифичными будут также спектр стоматотипов, соотношение числа устьиц разных его типов, доминирующий тип устьиц.

Благодарности

Автор признателен О. В. Яковлевой за любезно предоставленный снимок поперечного среза устьица *Populus tremula* (см. таблицу-вклейку, *8*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. А. Сравнительно-стоматографическое исследование сем. *Chloranthaceae* // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 12—19.

Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Комаровские чтения. Л., 1990. Т. 38. 68 с.

Васильев Б. Р., Звонцова Н. А., Савинов И. П., Шмидт В. М. Математический анализ роста листьев // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 9. С. 1294—1301.

Паутов А. А. Некоторые вопросы филогении белых тополей // Вестн. Ленингр. ун-та. 1988. Сер. 3. Вып. 4. № 20. С. 44—49.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Тимонин А. К. Строение устьичных аппаратов вегетативных органов некоторых видов *Amaranthus* L. // Вестн. Моск. ун-та. 1984. Сер. 16. № 2. С. 19—23.

Тимонин А. К. О некоторых особенностях формирования устьичных аппаратов в случае их полиморфизма у двудольных // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1986. № 2. С. 70—75.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1982. 383 с.

Anderson L. C. Trichomes and stomata of *Gordonia lasianthus* (*Theaceae*) // SIDA. Contrib. Bot. 1983. Vol. 10. N 2. P. 103—113.

Den Hartog R. M., Baas P. Epidermal characters of the *Celastraceae* sensu lato //Acta Bot. Neer. 1978. Vol. 27. N 5/6. P. 355—388.

Dunn D. B., Sharma G. K., Campbell C. C. Stomatal patterns of dicotyledons and monocotyledons // Am. Midl. Nat. 1965. Vol. 74. N 1. P. 185—195.

Erickson R. O., Michelini F. J. The plastochron index // Amer. J. Bot. 1957. Vol. 44. N 4. P. 297—305.

Nautiyal D. D., Singh S., Pant D. D. Epidermal structure and ontogeny of stomata in *Gnetum gnemon*, *G. montanum* and *G. ula* // Phytomorphology. 1976. Vol. 26. N 3. P. 282—296.

Pant D. D., Benerji R. Structure and ontogeny of stomata in some *Piperaceae* // J. Linn. Soc. Bot. (London). 1965. Vol. 59. N 378. P. 223—228.

Patel R. C., Inamdar J. A. Structure and ontogeny of stomata in some Polemoniales // Ann. Bot. 1971. Vol. 35. N 140. P. 389—409.

Stace C. A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Bot. 1965. Vol. 4. N 1. P. 3—78.

SUMMARY

Epidermal structure (alteration of the cell size, timing of the stomata origin, their type) in developing leaves of *Populus tremula* L. is studied. Three stomatal types: paracytic, laterocytic and intermediate between anomocytic and paracytic are revealed. Organization of the stomatal apparatus is shown to depend on the time of its origin and development. It is concluded that heterostomatal organization can originate as the result of alteration of concordance between guard and subsidiary cell growth at different stages of leaf development.

УДК 581.39 : 633.2.03 (47) (-16)

© В. И. Василевич

ИВНЯКИ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH. WILLOW COMMUNITIES IN THE NORTH-WESTERN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vlvasil@VV14893.spb.edu
Поступила 01.12.2008

В европейской флористической классификации растительности синтаксоны ивняков выделяют по одному-двум господствующим видам ив, которые и служат характерными видами. В данной работе все ассоциации ивняков выделены по одному доминирующему виду. Ивняки на Северо-Западе представлены асс. Salicetum acutifoliae, которая находится на северо-западной границе ареала и встречается на берегах Ладожского и Чудского озер. Salicetum viminalis широко распространена по берегам малых и средних рек, часто лишь узкими полосами вдоль русла. В этих двух ассоциациях преобладают мезофиты и гигромезофиты. Для Salicetum cinereae, Salicetum myrsinifoliae и Salicetum phylicifoliae характерна большая группа видов, имеющих оптимум на низинных болотах. Salicetum triandrae редка на Северо-Западе. В южной части Восточной Европы эта ассоциация сменяет Salicetum cinereae в низких частях пойм рек. Salicetum phylicifoliae встречается только в северной части Ленинградской обл.

Ключевые слова: растительность Северо-Запада, ивняки, Salicetum acutifoliae, Salicetum viminalis, Salicetum triandrae, Salicetum pentandrae, Salicetum myrsinifoliae, Salicetum cinereae, Salicetum phylicifoliae.

Ивняки Северо-Запада изучены очень плохо. Это, как мне кажется, объясняется отчасти сложностями в различении видов ив, к определению которых геоботаники не привыкли. Второе обстоятельство носит более объективный характер. Когда едешь на автомашине или в поезде по территории региона, то нередко по сторонам дороги видишь густые заросли ив, которые тянутся на километры, но стоит только зайти в такие заросли, как обнаруживается, что они представляют собой небольшие куртины ив, чередующиеся с луговыми полянами или открытыми низинными болотами. Найти место, чтобы сделать полноценное геоботаническое описание, в таких ивняках весьма сложно. Похожая ситуация встречается и по берегам рек, где кусты *Salix viminalis* нередко располагаются лишь в один ряд вдоль русла реки.

При флористической классификации ивняков в Центральной Европе ассоциации выделяют по одному-двум видам ивы. О характерных и дифференциальных видах, кроме видов ив, обычно не говорят. Таковы часто встречающиеся ассоциации Salicetum pentandra-cinereae (Almq. 1929) Pass. 1961, Salicetum triandrae Malc. 1929, Salicetum cinereae Zolyomi 1943, Salicetum triandro-viminalis Lohmeyer 1952. В русской эколого-фитоценотической классификации выделяют ассоциации в пределах формаций, определенных преобладающим видом ивы, по доминантам травяного яруса, что приводит к громадному числу плохо очерченных синтаксонов, к тому же редко повторяющихся в разных публикациях.

А. А. Ниценко (1972) в своей монографии о мелколиственных лесах европейской части СССР провел единую классификацию водораздельных ивняков, не подразделяя их на формации по преобладающему виду ивы. В водораздельных ивняках он выделил пять экологически различных групп ассоциаций. Конечно, нет никакой специфичности в воздействии разных видов ив на среду, вследствие чего и травяной ярус под разными видами оказывается сходным при сходстве условий экотопа. Значительная экологическая амплитуда многих видов ив по отношению к факторам увлажнения и богатства почвы, перекрывание амплитуд многих видов сильно осложняют работу по созданию классификации ивняков.

В данной работе сообщества ивняков были разделены по преобладающему виду ивы в кустарниковом ярусе. Этот подход ничем не хуже выделения ассоциаций по комбинации двух видов ив, к тому же он позволяет выявить специфику экологической амплитуды каждого из доминантов. В приведенной таблице нет только сообществ *Salix acutifolia*, так как они очень сильно отличаются от остальных ивняков.

Из таблицы видно, что имеется немного видов травяного яруса, которые встречаются с высоким или средним постоянством во всех выделенных ассоциациях. Гораздо больше видов, которые встречены во всех ассоциациях с низким постоянством. Не все ассоциации значительно отличаются от остальных по флористическому составу. Сообщества с высоким обилием *Salix viminalis*,[1] *S. triandra* и *S. pentandra* характеризуются высоким обилием и постоянством *Phalaroides arundinacea*, *Urtica dioica* и наличием *Thalictrum flavum*, *Stachys palustris*. *Phalaroides arundinacea* и *Thalictrum flavum* тесно связаны с прирусловыми поймами малых рек, где откладывается небольшое количество тонкого аллювия.

Salicetum acutifoliae

Фитоценозы, в которых обильна *Salix acutifolia*, широко распространены в прирусловой песчаной пойме всех крупных рек Европейской России. На Северо-Западе, где проходит западная граница ареала этого вида, ее сообщества встречаются не часто по берегам Ладожского и Чудского озер. Прирусловые поймы рек Северо-Запада развиты слабо, и там ивняки из *S. acutifolia* отсутствуют. Ареал *Salix acutifolia* не выходит за пределы Восточной Европы, и соответственно никаких ассоциаций с этим видом в Центральной Европе нет. На территории бывшего СССР *Salix acutifolia* распространена на берегах Ладожского озера, на южном берегу Онежского озера, в бассейнах рек Северной Двины, Мезени, Верхней Печоры, Волги, Дона, Нижнего и Среднего Днепра, на песках Волго-Уральского междуречья, в Восточном Предкавказье и Западном Казахстане (Соколов и др., 1977).

На прибрежных песках Чудского озера покрытие *Salix acutifolia* составляет 60 %, а высота ее кустов — 2—4 м. Под пологом ивы обильны *Calamagrostis meinshausenii* и *Festuca sabulosa*. Встречаются *Artemisia campestris*, *Lathyrus maritimus*, *Petasites spurius*, *Festuca arenaria*. Здесь *Salix acutifolia* накладывается на типичные прибрежные сообщества крупных водоемов Северо-Запада.

Иные сообщества с *Carex acutifolia* были описаны в 1980 г. на восточном берегу Ладоги на территории нынешнего Нижне-Свирского заповедника. Они располагаются за слабовыраженным береговым валом, в сильно увлажненном понижении. Покрытие *S. acutifolia* составляет от 10 до 50 %, а ее высота — 1—3 м. Вместе с ней

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

Фитоценотическая таблица ивняков Северо-Запада

Ассоциации	Salicetum viminalis				Salicetum triandrae		Salicetum pentandrae		Salicetum myrsinifoliae		Salicetum cinereae		Salicetum phylicifoliae	
	С-3		Вол.											
Число описаний	13		10		3		10		7		18		5	
Кустарниковый ярус														
Salix viminalis	68	100	65	100								5		
S. pentandra	5	46	7	60	10	2	53	100	6	28	2	35		
S. triandra	1	31			47	3		10						
Ribes nigrum	1	46	1	20				10				18		
Padus avium	4	46		10										
Salix cinerea					7	2	5	30	4	28	60	100	5	40
S. myrsinifolia					2	2	3	40	64	100		6		
S. phylicifolia							2	10			1	12	62	100
Травяной ярус														
Filipendula ulmaria	4	69		40	2	3	4	70	34	100	6	70	12	20
Lysimachia vulgaris	1	77	2	60	4	2		90	1	100	1	70	1	20
Ranunculus repens	1	61	4	80	1	3		60		57		29		20
Galium palustre	2	38	1	40		1		70	2	71		70		60
Deschampsia cespitosa							4	20	4	43		24	2	40
Calamagrostis canescens					2	2	6	40	9	57	3	41		20
Phalaroides arundinacea	17	100	4	80	2	2	9	50				12		
Stachys palustris	1	31		30		2		40				18		
Thalictrum flavum	2	62		40		2	1	60		14				
Urtica dioica	21	92	15	80	23	1	16	30		14	3	29		
Valeriana officinalis		23		40						14		6		
Myosotis palustris		62		50				20	1	28	1	6		
Veronica longifolia	3	62		70		1	1	20		14		6		
Artemisia vulgaris		46		30				20						
Tanacetum vulgare		23		30						14				
Glehoma hederacea	5	54	1	10	3	1		30		14		6		
Humulus lupulus	1	40						10				6		
Impatiens noli-tangere		46						10				21		20
Myosoton aquaticum	1	23										6		
Angelica sylvestris	1	46		20		1		10	8	43	2	24		20
Aegopodium podagraria	10	38					1	10		14		6		
Stellaria nemorum	4	31		10				10						
Mentha arvensis	1	31	3	80				20				12		
Solanum dulcamara		8		60			1	30			1	53		
Potentilla anserina				40		2		20						
Archangelica officinalis			4	70										
Bromopsis inermis			8	40										
Thalictrum lucidum								30						
Vicia cracca							2	30						
Lathyrus pratensis								60						

Ассоциации	Salicetum viminalis		Salicetum triandrae	Salicetum pentandrae	Salicetum myrsinifoliae	Salicetum cinereae	Salicetum phylicifoliae
	С-З	Вол.					
Число описаний	13	10	3	10	7	18	5
Equisetum fluviatile			1		43	2 53	100
Caltha palustris				10	28	35	2 60
Lycopus europaeus				10	1 28	41	60
Menyanthes trifoliata					3 14	2 24	40
Geum rivale	23	10	3 1		12 71	1 12	
Viola palustris			1	40	1 71	41	2 20
Geranium palustre				10	1 43		20
Ranunculus acris					43		
Naumburgia thyrsiflora	8	30	1	40	43	1 82	2 60
Comarum palustre			1	10	28	7 65	11 100
Phragmites australis			1	2 10	14	24	40
Carex rostrata						2 24	60
C. lasiocarpa						2 6	20
C. vesicaria						4 12	1 20
Cicuta virosa						29	20
Calla palustris						2 12	20
Thelypteris palustris						4 24	
Peucedanum palustre			2		28	29	60
Carex cinerea							40
Stellaria palustrs							40
Carex acuta	1 36	40	5 2	14 40		2 29	1 20
Equisetum pratense	38	50		30	43	12	
Lythrum salicaria	3 23	10		30		24	
Scutellaria galericulata	46	1 60	1	40	28	59	40
Vicia sepium	31	1 30		20	28	12	
Calystegia sepium	1 23						
Cardamine amara	23	20			14	24	40
Calamagrostis neglecta			1	10		18	1 20
Equisetum palustre			1	10		12	
Potentilla erecta			1		14		20
Pyrola minor			2	10			
Anthriscus sylvestris			7 1			12	
Polygonum amphibium			1				
Mulgedium sibiricum			3 2	20		6	
Epilobium palustre			20			18	
Melampyrum nemorosum				20	1 28		
Carex cespitosa				1 20		5 12	
Lysimachia nummularia				20		6	
Agrostis stolonifera				10		6	
Iris pseudacorus				20	14	47	
Agrostis gigantea				20			
Carex aquatilis				20			
Poa palustris				20	14	12	
Rubus idaeus				1 30		6	

Ассоциации	Salicetum viminalis		Salicetum triandrae	Salicetum pentandrae	Salicetum myrsinifoliae	Salicetum cinereae	Salicetum phylicifoliae
	С-3	Вол.					
Число описаний	13	10	3	10	7	18	5
Chrysosplenium alternifolium						12	
Alisma plantago-aquatica						12	
Lemna minor						12	
Моховой ярус							
Eurhynchium hians	23						
Climacium dendroides			2		5 57	3 41	2 40
Mnium rugicum				20	6 28	2 24	
M.cinclidioides					7 14		
Calliergonella cuspidata				20	4 14	5 29	1 20
Sphagnum angustifolium							16 20
Calliergon giganteum						24	
Mnium affine						2 12	2 20
Calliergon cordifolium				10		1 12	4 20
Brachythecium salebrosum						18	
Sphagnum squarrosum							1 20

Примечание. Левые числа в поле таблицы — среднее проективное покрытие, %; правые — постоянство, %. С-3 — Северо-Запад, Вол. — Вологодская обл.

растут *S. cinerea*, *S. pentandra*, подрост *Alnus incana*, *A. glutinosa*, *Betula pubescens*. Травяной ярус образуют *Phragmites australis*, *Carex aquatilis*, *C. rostrata*, *Juncus balticus*, *Calamagrostis neglecta*. Моховой ярус развит слабо. Такого рода сообщества *Salix acutifolia* нигде больше не встречаются. *Salix acutifolia* предпочитает расти на относительно сухих песчаных отмелях. Скорее всего, эти ивняки представляют собой реликтовые сообщества, которые возникли, когда последнего берегового вала не существовало, а место, на котором находится ложбина, не было заболочено.

Сообщества *Salix acutifolia* с территории Северо-Запада мало похожи на те, что растут по песчаным берегам рек средней полосы России. В пойме р. Вятки *S. acutifolia* образует сомкнутый кустарниковый ярус высотой до 4—5 м. Травяной ярус в этих ивняках сомкнутый. Общее проективное покрытие составляет 60—100 %. Основными доминантами в нем являются *Bromopsis inermis*, *Rubus caesius*, *Lysimachia nummularia*. Кроме них постоянны *Galium boreale*, *Heracleum sibiricum*, *Cenolophium denudatum*, *Tanacetum vulgare*, *Stachys palustris*, *Urtica dioica*, *Veronica longifolia* (Василевич, Бибикова, 2008). В поймах рек Волги и Камы в пределах Татарстана (Марков, Фирсова, 1955) еще до строительства каскада волжских водохранилищ описана асс. Salicetum acutifoliae calamagrostidosum, где в травяном ярусе обильны *Calamagrostis epigeios*, *Petasites spurius*, *Tanacetum vulgare*, *Artemisia campestris*. По сравнению с вятскими сообществами они более сухие и несколько остепненные.

На Северной Двине в группировках *S. acutifolia* обильны *Equisetum arvense*, *Bromopsis inermis*, *Trifolium repens* и другие луговые мезофиты, имеется примесь гигромезофитов (*Polygonum amphibium*, *Mentha arvensis*, *Ranunculus repens*, *Veroni-*

ca longifolia) и небольшого числа сорных видов (Корчагин, 1932). В Белоруссии *Salix acutifolia* образует сообщества, в травяном ярусе которых доминируют *Koeleria glauca* или *Calamagrostis epigeios*, появляется примесь степных видов *Koeleria delavignei*, *Agrostis vinealis*, *Filipendula vulgaris*, *Dianthus borbasii* (Парфенов, Мазан, 1986). В пойме Дона травяной ярус еще более ксерофильный, в нем обильна *Artemisia marschalliana*, встречаются *Festuca valesiaca*, *Artemisia austriaca*, *Achillea gerberi* (Киреев, 1961). Южнее, в Украинском Полесье (Афанасьєв, 1958), в ивняках из *Salix acutifolia* и с доминированием в травяном ярусе *Calamagrostis epigeios* часто встречаются *Agrostis vinealis*, *Artemisia campestris*, *Asparagus officinalis*, *Genista tinctoria*. В поймах рек юго-востока Украины (Бельгард, 1950) в шелюжниках с *Calamagrostis epigeios* преобладают ксерофиты и мезоксерофиты, но встречаются сообщества, где редкий травяной ярус образуют гигрофиты и гидрофиты. В устьях рек черноморского бассейна (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989) в таких ивняках доминантом бывает также *Carex praecox*. В них присутствует значительное число степных видов, среди которых *Festuca valesiaca*, *Kochia prostrata*, *Agropyron pectinatum*. Несмотря на один тип местообитания (пески прирусловой поймы), травяной ярус в этих ивняках варьирует весьма сильно, отражая климатические особенности регионов и состав местной флоры.

Salicetum viminalis

Широко распространены на Северо-Западе сообщества с доминированием в кустарниковом ярусе *Salix viminalis*. Они встречаются по берегам рек, обычно узкой полосой на склонах V-образных речных долин. Поймы рек Северо-Запада из-за своей молодости развиты слабо. Прирусловая пойма как таковая отсутствует, а сообщества *Salix viminalis* свойственны именно прирусловой пойме и развиваются на молодых аллювиях легкого механического состава. Такой аллювий отсутствует на реках Северо-Запада, и ивняки из ивы корзиночной растут здесь в иных условиях.

По флористическому составу травяного яруса эти ивняки достаточно однородны. Постоянны *Phalaroides arundinacea*, *Lysimachia vulgaris*, *Mentha arvensis*, *Veronica longifolia*, *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Ranunculus repens*. Наиболее обильные виды — *Phalaroides arundinacea* и *Urtica dioica*. Моховой ярус не выражен. Отдельными небольшими пятнами встречается ряд видов, но все с очень низким постоянством.

В Центральной Европе часто приводятся ассоциации Salicetum triandro-viminalis, Salicetum triandrae. В асс. Salicetum triandro-viminalis Lohmeyer 1952 характерные виды — *Salix viminalis* и *S. triandra*. Иногда отмечают отсутствие постоянных видов в травяном ярусе (Sokołowski, 1980). В пойме Одера постоянны и обильны *Urtica dioica*, *Glehoma hederacea*, *Rubus caesius*, *Phalaroides arundinacea*, постоянна *Calystegia sepium* (Passarge, 1985). Те же преобладающие виды травяного яруса в этой ассоциации и в Чехии (Neuhäuslova, 1985). На Северо-Западе Salicetum viminalis имеет сходный флористический состав с сообществами в Центральной Европе. Только *Calystegia sepium* встречалась лишь в южной половине Псковской обл., но в последние годы она стала довольно обычным видом в приречных кустарниках и в окрестностях С.-Петербурга. Кустарниковые сообщества с преобладанием *Salix viminalis* широко распространены в Восточной Европе и Западной Сибири. Их характеристика приведена в работах по поймам Оби и Иртыша (Барышников, 1933; Савкина, Тазьба, 1961; Дыдина, 1961), пойме р. Вах (Титов, Овечкина, 2000) в

Западной Сибири. На севере Европейской России эти ивняки были описаны в верховьях Камы (Крюгер, 1954), в пойме Печоры (Шушпанникова, 1996), в пойме Вятки (Василевич, Бибикова, 2008), в Белоруссии (Парфенов, Мазан, 1986), в Литве (Смалюскас, 1964).

В асс. Salicetum viminalis присутствует группа видов, включающая *Valeriana officinalis*, *Myosotis palustris* и *Veronica longifolia* (виды влажных лугов), а также рудеральные мезофиты *Artemisia vulgaris* и *Tanacetum vulgare*. Кроме описаний с территории Северо-Запада в таблицу были включены описания из Вологодской обл. Эти группы описаний имеют большие группы дифференцирующих видов, но по экологическому составу они достаточно близки. В вологодских описаниях присутствуют *Archangelica officinalis*, очень редкая на Северо-Западе, и *Bromopsis inermis*, оптимум которого находится в прирусловой пойме рек. Различиям между этими двумя группами описаний не стоит придавать очень большого синтаксономического значения, так как по экологии эти группы видов довольно сходны. Варьирование видового состава сообществ в небольших выборках геоботанических описаний чаще всего очень значительно. Настоящими дифференциальными видами вологодских ивняков следует считать только *Archangelica officinalis* и *Bromopsis inermis*.

Salicetum triandrae

Всего лишь три описания с высоким обилием *Salix triandra* не дают возможности выявить какие-либо диагностические виды, но виды, отличающие Salicetum viminalis от других ассоциаций ивняков, редки в Salicetum triandrae. Объединять эти две ассоциации в одну, по нашим данным, нет достаточного основания. Асс. Salicetum triandrae Malc. 1929 в европейской литературе упоминается не часто. Иногда и в этой ассоциации в кустарниковом ярусе доминирует *Salix viminalis* (Ferchmin, 1976). В асс. Calystegio-Salicetum triandrae Jurko 1964 доминирует *S. triandra*, а в травяном ярусе постоянны и обильны *Urtica dioica* и *Galium aparine*. Сообщества, в которых обильна *Salix triandra*, встречаются на Северо-Западе редко. Ареал *S. triandra* включает весь Северо-Запад, кроме севера Карельского перешейка. *S. viminalis* встречается только на юго-западе Ленинградской обл. и далее по всей Новгородской и Псковской областям (Соколов и др., 1977). Оба вида имеют очень широкие ареалы, но к югу позиции *S. viminalis* ослабевают, а сообщества *S. triandra* широко распространены в плавнях Днепра (Афанасьєв, 1951) и Дуная (Шеляг-Сосонко, Дубына, 1984; Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989).

Salicetum triandrae приводит А. А. Корчагин (1932) для поймы Северной Двины, но бо́льшая часть этого типа сообществ встречается в более южных районах: в низовьях Вятки и Камы (Марков, Фирсова, 1955), в Белоруссии (Парфенов, Мазан, 1986), в плавнях Причерноморья (Бельгард, 1950; Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989). Естественно, что состав и преобладающие в травяном ярусе виды не остаются постоянными на всем протяжении ареала этих ивняков, но все же часть обильных видов сохраняется; наиболее существенным можно считать высокое участие *Calamagrostis langsdorfii* в Западной Сибири.

Salicetum pentandrae

Кустарниковые сообщества с доминированием *Salix pentandra* часто встречаются на Северо-Западе по берегам рек и озер. *Salix pentandra* имеет широкую экологическую амплитуду, что и отражается во флористическом составе ее сообществ.

В кустарниковом ярусе сомкнутостью от 20 до 70 % и высотой от 5 до 10 м к господствующей *Salix pentandra* примешиваются *Salix cinerea*, *S. myrsinifolia* и изредка *S. triandra*. Наиболее постоянными и обильными видами в травяном ярусе являются *Filipendula ulmaria* и *Phalaroides arundinacea*. Относительно постоянны *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*. Постоянных доминантов в травяном ярусе нет. В этой роли могут выступать *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Phalaroides arundinacea*, *Deschampsia cespitosa*, *Carex acuta*, *Phragmites australis*. Это достаточно контрастные по экологии виды, что свидетельствует о широкой экологической амплитуде *Salix pentandra*. Ее сообщества чаще всего встречаются по берегам рек и озер, но не избегает она и заболоченных участков на водоразделах.

В Центральной Европе сообщества с высоким проективным покрытием *Salix pentandra* включают в асс. *Salicetum pentandra-cinereae*. В отечественной литературе отсутствуют сведения о сообществах *S. pentandra*. Асс. Salicetum pentandrae занимает промежуточное положение между Salicetum viminalis и Salicetum tirandrae, с одной стороны, и Salicetum phylicifoliae, Salicetum cinereae, Salicetum myrsinifoliae — с другой. В этой ассоциации присутствуют группы видов, характерные для обеих групп ассоциаций ивняков. Кроме того, имеется небольшая группа видов, состоящая из луговых мезофитов (*Thalictrum lucidum, Vicia cracca, Lathyrus pratensis*). Эта ассоциация имеет, как и вышерассмотренные, гигромезофильный характер.

Для следующих трех ассоциаций характерна группа видов, имеющих оптимум на низинных болотах и сырых лугах. Она включает *Equisetum fluviatile*, *Lycopus europaeus*, *Menyanthes trifoliata*, *Caltha palustris*. Эта группа свидетельствует о высоком увлажнении в течение всего вегетационного периода. Для Salicetum phylicifoliae и Salicetum cinereae дифференцирующей служит группа болотных видов (*Naumburgia thyrsiflora*, *Phragmites australis*, *Comarum palustre*, *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *C. vesicaria*, *Cicuta virosa*, *Calla palustris*). Эти две ассоциации сильно отличаются по флористическому составу от всех остальных.

Salicetum myrsinifoliae

В литературе очень мало сведений об ивняках с преобладанием *Salix myrsinifolia*. На Северо-Западе такие сообщества не редки. Покрытие кустарникового яруса составляет 50—80 %. Имеется примесь *Salix cinerea*, *S. pentandra*, *Alnus glutinosa*. По сравнению с Salicetum cinereae эта ассоциация имеет более мезофильный характер. В травяном ярусе постоянны и нередко обильны *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Geum rivale*, *Angelica sylvestris*. Моховой ярус развит неравномерно в разных сообществах, его покрытие от 1 до 50 %. Наиболее постоянный вид — *Climacium dendroides*, бывают обильны *Mnium rugicum*, *M. cinclidioides*, *Calliergonella cuspidata*. Дифференцируют эту ассоциацию *Geum rivale*, *Viola palustris*, *Geranium palustre* и *Ranunculus acris*. Первые три вида — гигромезофиты, а *R. acris* — мезофит, но заходящий и во влажные луга. Salicetum myrsinifoliae встречается в поймах рек, в долинах ручьев, по берегам озер и в понижениях рельефа на водоразделах. В Белоруссии (Парфенов, Мазан, 1986) такие ивняки широко распространены при закустаривании внепойменных лугов и болот. В кустарниковом ярусе значительное участие принимает *S. cinerea*, а в травяном ярусе доминирует *Filipendula ulmaria*. Обильны *Deschampsia cespitosa*, *Lysimachia vulgaris*, *Urtica dioica*, *Solanum dulcamara*, *Carex vulpina*, *Comarum palustre*. Эти ивняки очень похожи на сообщества с *S. myrsinifolia* с территории Северо-Запада.

Сообщества, где в кустарниковом ярусе преобладает *Salix cinerea*, широко распространены на Северо-Западе по заболоченным низинам, окраинам низинных болот. Покрытие *Salix cinerea* составляет от 20 до 90 %, но сомкнутый ярус ивы серой на большой площади встречается редко. Чаще крупные куртины ивы чередуются с открытыми участками. В ряде сообществ значительное участие в кустарниковом ярусе принимает *Salix pentandra*.

Среди постоянных видов (с постоянством более 50 %) много видов эвтрофных болот: *Comarum palustre* (покрытие до 50 %), *Equisetum fluviatile* (до 20 %), *Naumburgia thyrsiflora*. Из видов сырых черноольшатников — *Solanum dulcamara*, *Scutellaria galericulata*. Постоянна *Filipendula ulmaria* — вид влажных лугов и мелколиственных лесов. *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris* — виды с широкой экологической амплитудой от влажных лугов до низинных болот. С невысоким постоянством встречаются *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *C. vesicaria*, *Iris pseudacorus*, *Calamagrostis canescens*, *Lycopus europaeus*, *Menyanthes trifoliata*, *Urtica dioica*, *Viola epipsila*. Лесные и луговые мезофиты представлены очень слабо, их обилие невелико, а постоянство низкое (*Deschampsia cespitosa*, *Dryopteris carthusiana*).

Постоянных доминантов в этой ассоциации нет. На первое место по покрытию в отдельных описаниях выходят *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *C. cespitosa*, *C. vesicaria*, *C. acuta*, *Calamagrostis canescens*, *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Thelypteris palustris*, *Comarum palustre*, *Impatiens noli-tangere*, *Cicuta virosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Angelica sylvestris*, *Calla palustris*. 15 видов — на 18 описаний, но только *Angelica sylvestris* свидетельствует о более мезофильных условиях.

Моховой покров развит слабо, его среднее покрытие 15 %. Наиболее обильны и постоянны (II—III классы) *Calliergonella cuspidata*, *Mnium rugicum*, *Climacium dendroides*.

В Центральной Европе не очень широко распространена асс. Salicetum cinereae Zolyomi 1943. Доминирует *S. cinerea* и в ассоциациях Rubo-Salicetum cinereae Šamšak 1963 (Jurko, 1964), Salicetum pentandra-cinereae (Almq. 1929) Pass. 1961 (Fijałkowski et al., 1990; Łuczycka-Popiel, 2000; Bosiacka, 2006). По травяному ярусу эти ассоциации достаточно сходны. Обильны виды низинных болот: *Calamagrostis canescens*, *C. neglecta*, *Thelypteris palustris*, встречаются *Lysimachia vulgaris*, *Comarum palustre*, *Carex diandra*, *Drepanocladus aduncus*, *Sphagnum squarrosum*. Pentandro-Salicetum cinereae H. Passarge (1961) рассматривает как центральноевропейскую ассоциацию, которая на западе сменяется асс. Myrico-Salicetum cinereae.

В пойме Волхова ивняки с преобладанием в кустарниковом ярусе *Salix cinerea* были описаны В. В. Алабышевым (1926) и П. Н. Овчинниковым (1926), на юго-западе Пермской обл. М. М. Даниловой (1964), в центральном Черноземье — К. Ф. Хмелевым (1985), в низовьях Вятки и Камы — М. В. Марковым и М. И. Фирсовой (1955). Г. С. Таран (1993) привел асс. Salicetum pentandra-cinereae для поймы Оби. Несколько ассоциаций с доминированием *S. cinerea* были выделены в Белоруссии (Мазан, 1982; Парфенов, Мазан, 1986). В пойме Полесского Днепра такие сообщества описал Д. Я. Афанасьев (1958). Своеобразные сообщества *Salix cinerea* привел А. Л. Бельгард (1950) для юго-востока Украины. В них обильны *Rubus caesius* и *Bolboschoenus maritimus*, встречаются *Galium aparine*, *G. rubioides*, *Urtica dioica*, *Sanguisorba officinalis*, *Iris pseudacorus*. Растут эти сообщества на лугово-болотных осолончакованных почвах.

Сообщества с доминированием гипоарктического вида *Salix phylicifolia* близки по флористическому составу сообществам *Salix cinerea*. Из-за небольшого числа описаний (5) сложно найти какие-то принципиальные отличия. В одном описании с *S. phylicifolia* почти сплошной моховой покров из *Sphagnum angustifolium*, а это уже серьезные отличия от сообществ *S. cinerea*. Сообщества *S. phylicifolia* довольно широко распространены в тундровой зоне, но там они включают большое число тундровых видов. Сообщества этого вида встречаются на Северо-Западе только в северной части Ленинградской обл. (на Карельском перешейке, в Гатчинском и Кингисеппском районах). G. et H. Passarge (1972) описали из западной части Ленинградской обл. асс. Comaro-Salicetum phylicifoliae, которая, по их мнению, замещает среднеевропейскую Comaro-Salicetum auritae. С. А. Кутенков (2007) для Ямало-Ненецкого АО приводит осоково-травяно-гипновые болота, на которых кустарниковый ярус сложен *Salix phylicifolia* и *S. lapponum*, а в травяном ярусе доминируют *Carex aquatilis*, *Comarum palustre*, *Eriophorum polystachion*. В моховом ярусе преобладают *Calliergon giganteum*, *C. cordifolium*, *Drepanocladus aduncus*, *Sphagnum warnstorfii*. Н. Е. Королева (2001) приводит для Хибин асс. Filipendulo-Salicetum phylicifoliae (Nord. 1943) Dierβen 1992. В ее 5 описаниях *Salix phylicifolia* встречена только один раз, а *Filipendula ulmaria* полностью отсутствует. О. И. Сумина и Е. М. Копцева (2004) описали асс. Salicetum phylicifoliae на зарастающих карьерах в лесотундре Западной Сибири, в которой диагностическими видами являются *Salix phylicifolia*, *Betula tortuosa*, *Larix sibirica*.

Таким образом, ассоциации ивняков, выделенные по доминирующему виду кустарникового яруса, образуют достаточно определенный экологический ряд от мезофильной Salicetum viminalis до гигрофильной Salicetum cinereae.

Кроме этих ассоциаций ивняков на Северо-Западе очень редко встречаются сообщества с доминированием *Salix purpurea*, характеристику которых по одному описанию дать невозможно. Виды ив, растущие на эвтрофных и мезотрофных болотах (*Salix aurita*, *S. rosmarinifolia*, *S. lapponum*), как правило, не образуют сколько-нибудь сомкнутого яруса, и такие сообщества включают в соответствующие ассоциации болотной растительности.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофонда», подпрограммы «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. 390 p.

Алабышев В. В. Очерк растительности поймы правого берега реки Волхов от деревни Слутки до реки Пчевжи // Материалы по исследованию реки Волхов и ее бассейна. Л., 1926. Вып. 9. С. 125—303.

Афанасьєв Д. Я. Геоботанічний нарис нижньодніпровських плавнів // Укр. бот. журн. 1951. Т. 8. № 2. С. 3—23.

Афанасьєв Д. Я. Деревно-чагарникова рослинність заплави поліського Дніпра // Укр. бот. журн. 1958. Т. 15. № 1. С. 48—60.

Барышников М. К. Луга Оби и Иртыша Тобольского Севера. М., 1933. 95 с.

Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. Киев, 1950. 246 с.

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Растительность прирусловой поймы реки Вятки // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 9. С. 1354—1366.

Данилова М. М. Болота юго-западных районов Пермской области // Уч. зап. Перм. ун-та. 1964. Т. 114. С. 79—91.

Дубына Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Плавни Причерноморья. Киев, 1989. 272 с.

Дыдина Р. А. Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа // Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера. 1961. Т. 10. С. 159—250.

Киреев А. Ф. Типы пойменных лесов Дона между г. Серафимовичем и устьем р. Хопра // Тр. Сталингр. сельхоз. ин-та. 1961. Т. 11. Вып. 3. С. 249—258.

Королева Н. Е. Синтаксономический обзор болот тундрового пояса Хибинских гор (Мурманская область) // Раститительность России. 2001. № 2. С. 49—57.

Корчагин А. А. Поемные луга Северной Двины в Черевковском районе и их хозяйственная оценка // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932. Вып. 25. С. 269—348.

Кутенков С. А. Растительность болот заказника «Полуйский» (Ямало-Ненецкий национальный округ) // Актуальные проблемы геоботаники. 2007. Ч 1. С. 280—284.

Крюгер В. А. О формировании луговой растительности в пойме Верхней Камы // Уч. зап. Молотов. ун-та. 1954. Т. 8. Вып. 4. С. 19—42.

Мазан І. Ф. Геабатанічныя асаблівасці і тыпалагічная характарыстыка вербалозу (Saliceta) Беларусі // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. 1982. № 4. С. 3—9.

Марков М. В., Фирсова М. И. Древесно-кустарниковая растительность пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР // Уч. зап. Казан. ун-та. 1955. Т. 115. Кн. 5. С. 5—94.

Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 138 с.

Овчинников П. Н. Очерк растительности поймы реки Волхов от деревни Завижье до села Пчевы // Матер. по исследованию реки Волхов и ее бассейна. Л., 1926. Вып. 9. С. 305—552.

Парфенов В. И., Мазан И. Ф. Ивы Белоруссии. Минск, 1986. 167 с.

Савкина З. П., Тазьба С. М. Луга низовьев реки Печоры, их использование и улучшение // Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера. 1961. Т. 10. С. 5—48.

Смалюкас Д. Ю. Приречные ивняки Литовской ССР // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. 1964. № 3(35). С. 23—40.

Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1977. Т. 1. 164 с.

Сумина О. И., Копцева Е. М. Разнообразие и динамика растительности карьеров в лесотундре Западной Сибири // Растительность России. 2004. № 6. С. 83—103.

Таран Г. С. Синтаксономический обзор лесной растительности поймы средней Оби // Сиб. экол. журн. 1993. № 6. С. 85—91.

Титов Ю. В., Овечкина Е. С. Растительность поймы реки Вах. Нижневартовск, 2000. 123 с.

Хмелев К. Ф. Закономерности развития болотных экосистем Центрального Черноземья. Воронеж, 1985. 168 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дубына Д. В. Государственный заповедник «Дунайские плавни». Киев, 1984. 288 с.

Шушпанникова Г. С. Характеристика сообществ ивняков реки Печоры // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 37—45.

Bosiacka B. Roślinność ostoi przyrody «Bagna Krępskie» nad zalewem Szczecińskim // Badan. Fizjograf. nad Polską Zachod. Ser. B. 2006. T. 55. S. 29—53.

Ferchmin M. Oles Carici elongatae-Alnetum oraz zbiorowiska ze związków Salicion i Alno-Padion w pólnocnej części Puszczy Niepołomickiej // Studia naturae. Ser. A. 1976. N 13. S. 107—142.

Fijałkowski D., Mucha T., Polski A. Stosunki geobotaniczne rezerwatu Szklarnia // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. Sect. C. 1990. Vol. 45. S. 169—196.

Jurko A. Feldheckengesellschaften und Uferweidengebüsche des Westkarpatengebietes // Biol. Práce. 1964. Bd 10. N 6. 101 S.

Łuczycka-Popiel A. Forests of the protected landscape area Annówka in the Lublin province // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. Sect. C. 2000. Vol. 55. S. 139—166.

Neuhäuslova Z. Salicetum triandro-viminalis — společenstvo křovitých vrb na březich českych a moravských toků // Preslia. 1985. Bd 57. N 4. S. 313—333.

Passarge G., Passarge H. Beobachtungen über Wald-und Gebüschgesellschaften im Raum Leningrad // Fed. Repert. 1972. Bd 82. Hf 10. S. 629—657.

Passarge H. Beobachtungen über Pflanzengesellschaften der Moore im Bezirk Gdansk (Danzig) // Fed. Repert. 1961. Beiheft 139. S. 233—250.

Passarge H. Phanerophyten-Vegetation der märkischen Oderaue // Phytocoenologia. 1985. Bd 13. N 4. S. 505—603.

Sokołowski A. W. Zbiorowiska leśne pólnocno-wschodniej Polski // Monogr. Bot. 1980. Bd 60. 205 S.

SUMMARY

In European floristic classification of vegetation all willow associations are distinguished by one or two abundant willow species, which are their character species. In this work all associations are distinguished by one dominant willow species. Salicetum acutifoliae occurs on the shores of Ladoga and Chudskoe Lakes only. Salicetum viminalis occupies slopes of V-shaped river valleys. Mesic and gygromesic species predominate in herb layer of these two associations. The great group of minerotrophic mire species characterizes Salicetum cinereae, Salicetum phylicifoliae, Salicetum myrsinifoliae. Salicetum phylicifoliae occurs in the northern part of Leningrad Region only. Salicetum triandrae is rather rare in the North-West. It replaces Salicetum cinereae in the southern part of East Europe.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.524 (1-924.91/.95)

© С. В. Дегтева, А. Б. Новаковский

СИСТЕМА ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ БАССЕЙНА ВЕРХНЕГО И СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ПЕЧОРЫ

S. V. DEGTEVA, A. B. NOVAKOVSKY. THE SYSTEM OF ECOCOENOTIC SPECIES GROUPS IN VEGETATION COVER OF THE UPPER AND MIDDLE PECHORA RIVER BASIN

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс 8 (8212) 24-01-63
E-mail: degteva@ib.komisc.ru, novakovsky@ib.komisc.ru
Поступила 08.12.2008

На основе результатов использования коэффициентов сопряженности Браве и индикаторных значений, с применением экологических шкал Г. Элленберга и последующей экспертной оценки предложена система эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов, формирующих растительный покров равнинных, предгорных и горных ландшафтов бассейна р. Печоры в верхнем и среднем течении. Ядра ряда выделенных групп сосудистых растений (таежной лесной, луговой долинной, болотной, сорной) оказались достаточно стабильными для таежной зоны и подзоны хвойно-широколиственных лесов Европейской России. Показано, что для растительности модельного региона характерны специфичные ЭЦГ (горно-тундровая, горно-луговая, тундрово-болотная, петрофильная).

Ключевые слова: растительный покров, эколого-ценотические группы, сосудистые растения, бассейн р. Печоры.

В процессе длительной и непрерывной эволюции растительных сообществ происходит адаптация особей растений и образуемых ими ценопопуляций как к эктопическим, так и биотопическим условиям. Этим обусловлено закономерное сочетание видов в фитоценозах и типов растительности в ландшафтах, на которое геоботаники обратили внимание достаточно давно. Выделение групп видов-индикаторов, характеризующихся сходными требованиями к среде обитания, является важным этапом при классификации растительного покрова и изучении его динамики. Данные об экологических потребностях и ценотической приуроченности видов традиционно используются в сравнительной флористике. Анализ имеющейся литературы свидетельствует о том, что в науке о растительности на протяжении последних десятилетий сохраняется устойчивый интерес исследователей к изучению сопряженной встречаемости видов и выделению их эколого-ценотических групп (ЭЦГ). К настоящему времени достаточно детально разработана типизация ЭЦГ для северо-западных и центральных областей Европейской России (Ниценко, 1969а, б; Зозулин, 1970, 1973; Булохов, 2001; Булохов, Соломещ, 2003; Восточноевропейские леса.., 2004; Федорчук и др., 2005; Смирнов, 2007). Однако с учетом того что индикаторное значение одного и того же вида в разных частях ареала в той или иной степени меняется (Ниценко, 1969б), выявление ЭЦГ в растительном покрове различных регионов остается достаточно актуальным.

Нами была поставлена цель определить экологические потребности и ценотическую приуроченность видов сосудистых растений, выделить на основе полученных данных ЭЦГ для территории бассейна верхнего и среднего течения р. Печоры (европейский северо-восток России). Данный регион, расположенный на границе Европы и Азии, интересен тем, что здесь проходят границы распространения и накладываются ареалы многих видов растений. Истоки и правые притоки Печоры берут начало в Уральских горах, где ярко выражена высотная поясность растительного покрова — от предгорных лесов до горных тундр. Все это определяет значительное разнообразие и региональную специфику флоры и растительности.

Материал и методика

Материалом для анализа служила база данных, включающая в себе массив из 1300 геоботанических описаний, созданная с использованием программного комплекса TURBOVEG (Hennekens, 1996; Hennekens, Schaminee, 2001). Натурные исследования для сбора геоботанического материала проведены в период с 1987 по 2007 г. в равнинных, предгорных и горных ландшафтах верхнего и среднего течения р. Печоры и ее притоков: Унья, Илыч, Велью, Малый Паток, Щугор, Большая Сыня (рис. 1) специалистами Института биологии Коми НЦ УрО РАН: преимущественно С. В. Дегтевой, а также В. А. Мартыненко, Ю. А. Дубровским, С. Н. Плюсниным, И. А. Лавриненко, О. В. Лавриненко. Описания выполнены по стандартным методикам (Сукачев и др., 1957; Полевая геоботаника, 1964; Нешатаев, 1987; Ипатов, 1998).

Рассматриваемый регион занимает положение на стыке Русской равнины и Уральской горной страны. Это обусловливает неоднородность природных условий. Отдельные участки рассматриваемой территории имеют разное геологическое происхождение и сложены различными горными породами, что, в свою очередь, нашло свое отражение в характере рельефа (Варсанофьева, 1940). Наряду с изменением геологических пород и рельефа при продвижении с запада на восток (от равнины к горам) меняются климатические параметры: количество осадков и температура воздуха (табл. 1). Все вышеперечисленные факторы оказывают огромное влияние на формирование растительности и почвенного покрова данной территории, которые в разных ее частях характеризуются своеобразными чертами.

Согласно принятому ботанико-географическому районированию (Исаченко, Лавренко, 1980), бóльшая часть региона исследований располагается в Урало-Западносибирской провинции Евразиатской хвойнолесной области; темнохвойные и смешанные лиственно-темнохвойные леса равнинной ландшафтной зоны входят в состав ее Североевропейской провинции. Наиболее характерны для равнинных пространств, предгорий и склонов Уральских гор лесные сообщества, древостои которых образуют преимущественно виды сибирской полидоминантной тайги — прежде всего *Picea obovata*,[1] в меньшей степени *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*. На боровых террасах и заболоченных водоразделах Печорской низменности облик ландшафтов определяют насаждения *Pinus sylvestris*. На участках гарей, ветровалов, а также на вырубках в результате смены пород формируются сообщества лиственных деревьев — *Betula pubescens*, реже *Populus tremula*. Заметные площади занимают также болота, а в верхних поясах гор — тундры. В обработку наряду с описаниями фитоценозов перечисленных основных типов растительно-

---

[1] Латинские названия сосудистых растений приведены согласно сводке С. К. Черепанова (1995).

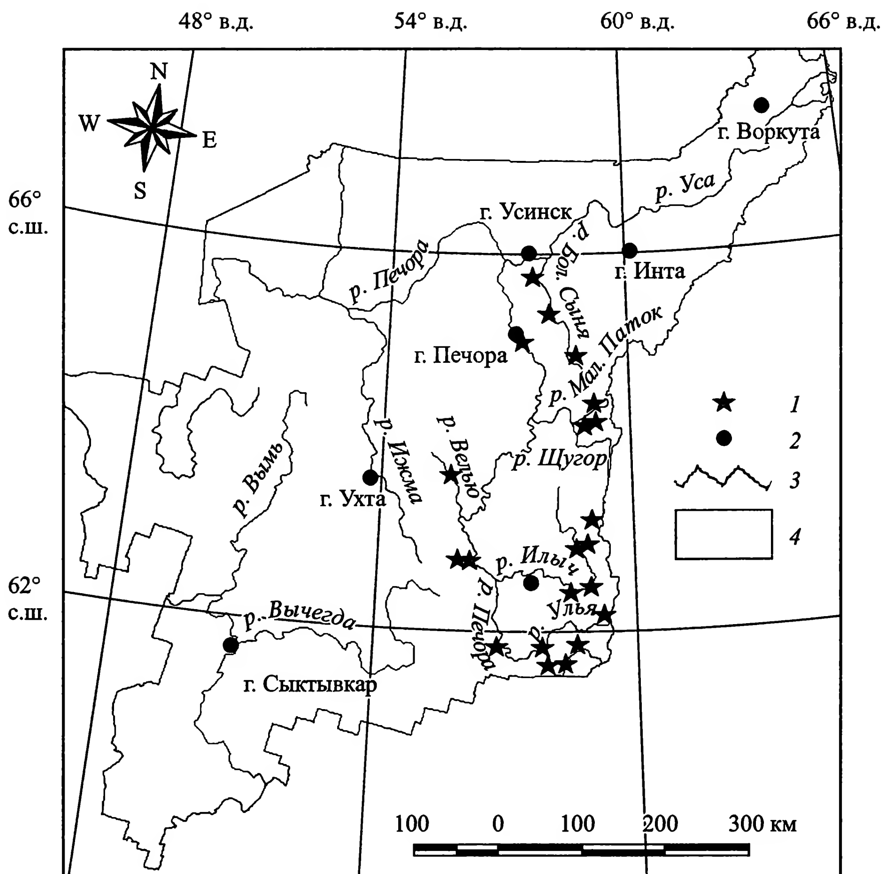


Рис. 1. Картосхема районов исследований в бассейне верхнего и среднего течения р. Печоры.
1 — районы проведения экспедиций, *2* — города, *3* — реки, *4* — административные границы Республики Коми.

ТАБЛИЦА 1

Среднегодовые значения температуры (°С) и осадков (мм) в различных подзонах тайги и ланшафтных зонах бассейна верхнего и среднего течения р. Печоры (Атлас.., 1997)

Ландшафтная зона / Подзона тайги	Равнинная	Предгорная	Горная
Крайнесеверная	−2 — −3 / 550	−3 — −4 / 650	−6 — −7 / 850
Северная	−1 — −2 / 650	−2 — −3 / 750	−3 — −4 / 950
Средняя	0 — −1 / 750	−1 — −2 / 850	−1 — −2 / 1100

Примечание. В числителе — среднегодовая температура, в знаменателе — среднегодовое количество осадков.

го покрова поступили описания сообществ травянистых многолетников, кустарников, горных редколесий и фитоценозов, формирующихся в антропогенных местообитаниях. Таким образом, в анализируемой выборке были представлены описания всех типов наземной растительности, встречающихся на изученной территории.

Список сосудистых растений, зарегистрированных в массиве геоботанических описаний, включал 498 видов. Для выявления их устойчивых групп, характеризующихся определенными экологическими потребностями и приуроченностью к тому или иному типу растительности, нами на первом этапе работы использован метод расчета межвидовых сопряженностей.

При определении коэффициентов сопряженности в фитоценологии обычно учитывают виды, встретившиеся в диапазоне от 10—20 до 70—80 % описаний (Василевич, 1969; Миркин, 1971; Пешкова, Андреяшкина, 2007, и др.). В нашем случае максимальная величина показателя встречаемости не превышала 55 %. При этом оказалось, что лишь для относительно небольшого числа видов (78) значения данного параметра составляли более 10 %. С учетом данного обстоятельства было принято решение расширить список анализируемых видов за счет части из них, зарегистрированных 20 и более раз (встречаемость не менее 1.5 %). Такое снижение нижнего порога с учетом имеющегося объема выборки не оказало заметного влияния на статистическую достоверность полученных результатов, поскольку «малыми» частотами, при которых необходимо использовать поправку Йетса, принято считать числа меньше 5—10 (Боровиков, 2003). Исходя из данного допущения, в анализ были вовлечены 245 видов, для которых рассчитали значения коэффициента сопряженности по методу Бравэ (Василевич, 1969; Миркин, 1971; Нешатаев, 1987; Шитиков и др., 2003).

Все значения коэффициента сопряженности, статистически недостоверно отличающиеся от 0 на уровне значимости 0.05, считали нулем и в дальнейшем не рассматривали. Данные были организованы в виде матрицы. На ее основе построили граф, вершинам которого соответствовали рассматриваемые виды, а ребрам — рассчитанные значения коэффициента Бравэ (свыше 20 000). После этого на графе выделили группы (плеяды) совместно встречающихся видов. При этом исходили из того, что внутри таких групп не должно быть ни одной отрицательной связи. Далее для каждого вида, вошедшего в состав той или иной плеяды, рассчитали число положительных связей. Виды, имеющие связи преимущественно с таксонами, вошедшими в состав этой же пледы, рассматривали как ее ядро, а те, которые имели большое количество положительных связей с видами из разных групп, — как переходные (Королюк, Намзалов, 1999). Для автоматизации расчетов и визуального отображения результатов использован авторский модуль «GRAPHS» (Новаковский, 2004).

На следующем этапе работы с целью интерпретации результатов, полученных с использованием метода межвидовых сопряженностей, и отнесения видов со встречаемостью менее 1.5 % к той или иной совокупности анализировали ценотическую роль таксонов в различных растительных сообществах и их экологические потребности. Для определения ценотической роли видов выполнили разбиение имеющегося массива геоботанических описаний по типам растительности (леса, кустарники, болота, луга, горные редколесья, горные тундры). К особым группам были отнесены описания фитоценозов нарушенных территорий (вырубки, гари, ветровалы и антропогенно трансформированные участки), выходов горных пород (скалы, останцы выветривания, гольцы), берегов и мелководий водоемов, водотоков. Главные зональные растительные сообщества региона — леса — отличаются значительным разнообразием видов-эдификаторов и встречаются в широком спек-

тре местообитаний. Для того чтобы более отчетливо выявить роль биотопической составляющей в формировании устойчивых сочетаний видов, лесную растительность подразделили на группы формаций: темнохвойную (ельники и пихтарники), светлохвойную (сосняки) и лиственную (березняки и осинники). По типу местообитаний описания сообществ из каждой группы формаций в свою очередь разбили на водораздельные (включая склоновые), особо выделив среди них заболоченные, и долинные (включая приручейные). Ценотическую приуроченность каждого вида, зарегистрированного в массиве геоботанических описаний, оценили, применив коэффициент индикаторных значений *IndVal* (Dufrêne, Legendre, 1997; McCune, 2002), реализованный в программе *PC-ORD*. В основе данного показателя лежат параметры постоянства и обилия вида в той или иной группе сообществ:

$$IndVal_{kj} = 100 \cdot RA_{kj} \cdot RF_{kj},$$

где $IndVal_{kj}$ — индикаторное значение вида j в группе описаний k; RA_{kj} (relative abundance — относительное обилие): отношение среднего обилия вида j в группе описаний k к среднему обилию по всем описаниям; RF_{kj} (relative frequency — относительная частота): отношение числа описаний где встретился вид j в группе k к общему числу описаний в группе k.

Экологические характеристики видов (отношение к влажности, богатству азотом, кислотности почв, освещенности) определяли с использованием экологических шкал Г. Элленберга (Ellenberg, 1974). Для видов, не представленных в шкалах, экологические характеристики определили расчетным путем по следующей методике (Kenkel, 1987; Экологическая.., 2005). Из базы данных создавали выборку описаний, содержащих интересующий нас вид. Для каждого описания рассчитывали статус по определенному экологическому фактору, используя формулу

$$ST_k = \frac{\sum_{i=1}^{N} Sp_i \cdot B_{ki}}{\sum_{i=1}^{N} B_{ki}},$$

где ST_k — статус k-го описания; Sp_i — значение соответствующего экологического параметра i-вида; B_{ki} — балл обилия i-го вида в k-м описании; N — число видов в описании.

Оптимум вида по отношению к рассматриваемому фактору вычисляли как среднее арифметическое статусов описаний, в которых он был зарегистрирован.

На завершающем этапе провели экспертную оценку выделенных ЭЦГ с использованием данных литературы (Флора.., 1974, 1976а, б, 1977; Лавренко и др., 1995; Мартыненко, Дегтева, 2003).

Результаты и обсуждение

При обработке материала на графе, отражающем взаимное расположение сопряженных видов, отчетливо обособились 7 ядер плеяд и 3 небольшие переходные группы, которые в совокупности включали 173 таксона (рис. 2).

Применение экологических шкал показало, что выделенные группы сопряженных видов достаточно четко дифференцированы в пространстве экологических фак-

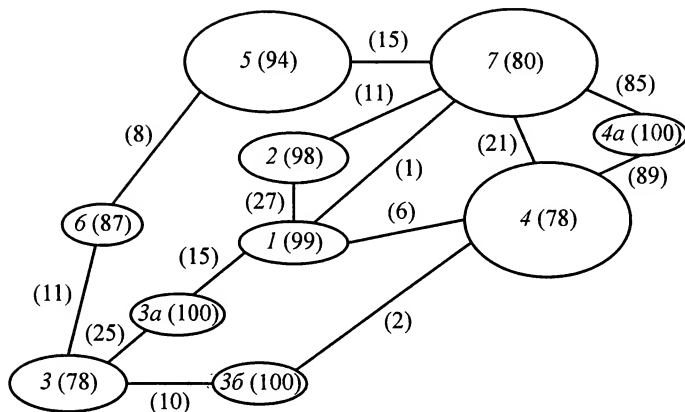


Рис. 2. Обобщенный граф плеяд и переходных групп сопряженных видов.

1—7 — номера плеяд; *3а*, *3б*, *4а* — номера переходных групп. Числа в скобках — доля (%) положительных связей внутри совокупностей видов и между ними на уровне значимости 0.05. Размер овала отражает количество видов в плеядах и переходных группах: маленький — 1—10 видов, средний — 11—30, большой — 31—50 видов.

торов и характеризуются значимой ценотической ролью во вполне определенных растительных сообществах (Новаковский, Дегтева, 2008). Это дало нам основание рассматривать большинство совокупностей видов, выделенных методом сопряженностей, как ядра эколого-ценотических групп. Остановимся на их характеристике.

Наиболее своеобразными по составу и специфичными для районов исследований оказались **плеяды № 1** и **№ 2**, которые с учетом коэффициента индикаторных значений вида (табл. 2) были интерпретированы как **горно-тундровая** и **горно-луговая ЭЦГ** соответственно. Большинство видов рассматриваемых групп относятся к числу северных широтных элементов флоры — арктическому, гипоарктическому, арктоальпийскому (рис. 3) и для равнинных ландшафтов центральной России не характерны. Название горно-тундровой ЭЦГ до некоторой степени условное, поскольку в ее составе объединены виды, типичные не только для тундровых фитоценозов, но и сообществ редколесий подгольцового пояса. Древостои горных редколесий, сформированные в районе исследований *Betula tortuosa*, *B. pubescens*, *Abies sibirica*, *Picea obovata*, *Larix sibirica*, угнетены (сомкнутость крон не превышает 0.3—0.4, высота стволов 2—5 м), поэтому их эдификаторная роль выражена слабо. В связи с этим видовой состав кустарничков и трав в фитоценозах горных редколесий и расположенных на более значительных отметках абсолютных высот тундровых сообществ отличается мало. Ядро горно-тундровой ЭЦГ включает 13 таксонов (*Carex arctisibirica*, *C. brunnescens*, *Diphasiastrum alpinum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca ovina*, *Juncus trifidus* и др.), с привлечением данных о ценотической приуроченности ее состав был расширен еще на 26 видов (табл. 3). Некоторые из них (*Artemisia norvegica*, *Diapensia lapponica*, *Dryas octopetala*, *Omalotheca supina*, *Phlojodicarpus villosus*, *Salix nummularia*, *S. reticulata*) встречаются только в верхней части горно-тундрового пояса и для горных редколесий не характерны. Таксонов, маркирующих сообщества подгольцового пояса, оказалось лишь два — *Betula tortuosa* и *Larix sibirica*. Все представители данной ЭЦГ способны существовать в местообитаниях со слабо развитыми почвами и каменистыми субстратами, которые с применением экологических шкал можно оценить как крайне бедные азотом и кислые (табл. 4).

Ядро горно-луговой ЭЦГ составляют 15 видов (*Anthoxanthum alpinum*, *Lagotis uralensis*, *Omalotheca norvegica*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum* и др.),

ТАБЛИЦА 2

Усредненные величины коэффициента *IndVal* выделенных ЭЦГ в различных типах (формациях) растительности

Тип (формация) растительности / ЭЦГ	Горные редколесья	Горные тундры	Горные луга	Горные кустарники	Болота	Фитоценозы гарей, вырубок, участков ветровалов	Леса								Кустарники долинные	Луга долинные (пойменные)	Сообщества свежего аллювия	Сообщества гелофитов	Сообщества скал и гольцов	Сообщества антропогенно нарушенных территорий
							водораздельные						долинные							
							заболоченные			не заболоченные										
							Сосняки	Ельники/ пихтарники	Березняки	Сосняки	Ельники/ пихтарники	Березняки/ осинники	Ельники/ пихтарники	Березняки/осинники						
Горно-тундровая	**4.5**	**5.5**	**3.1**	**3.1**	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0.7	0	+	+	0	0.9	+
Горно-луговая	1.6	0.9	**15.0**	1.8	+	0	0	+	+	0	+	0	0.6	0.7	+	+	**2.4**	+	+	0
Тундрово-болотная	**2.6**	**2.8**	1.4	**9.6**	**7.0**	1.4	**4.2**	+	0	0.8	+	+	0	0	0	0	0	0	0	+
Болотная	0	0	+	+	**7.0**	+	**5.7**	0.7	1.8	0	0	0	0	+	+	0	0.7	+	+	+
Лесо-болотная	0	0	0	0	0.6	0.6	**11.2**	0.6	**3.3**	**4.9**	0	+	0	0	0	0	+	+	+	+
Боровая	0	0	0	0	0	+	0	0	0	8.3	0	+	0	0	0	0	0	0	1.0	**4.7**
Таежно-лесная	1.4	0.6	0.7	0.6	+	**2.1**	0.7	**4.1**	**2.2**	1.3	**5.1**	**4.5**	**5.7**	**3.6**	+	+	+	0	2.0	+
Таежная лугово-лесная	2.0	+	**4.0**	1.7	0	**4.7**	0	1.3	2.0	0.7	1.0	**2.7**	**3.3**	**8.0**	**4.0**	**2.0**	1.0	0	1.3	4
Долинная темнохвойно-лесная	1.2	0	0	+	0	0	0	1.0	0	+	0	0	**2.9**	0	0	0	+	0	1.2	0
Долинная лесная	+	0	+	+	+	0.1	0	+	+	0	+	+	**5.7**	**5.5**	**4.6**	0.5	+	0	1.2	0
Долинная лугово-лесная	+	0	1.9	0.6	0	0	0	+	+	0	+	+	3.0	**7.2**	**3.6**	**2.1**	1.3	+	0.8	+
Долинная лесо-луговая	0	0	+	+	+	+	0	+	+	0	0	+	0.5	**2.4**	**10.1**	**3.5**	**2.7**	+	+	0.5
Долинная луговая	0	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	0	+	+	**5.7**	**3.4**	+	+	**4.0**
Аллювиальная	0	0	+	+	+	+	0	+	+	+	0	0	0	+	+	+	**5.7**	0.6	+	+
Прибрежно-водная	+	0	+	+	0.7	+	0	0	0.6	0	0	0	0	+	1.9	+	**5.5**	**11.6**	0	+
Петрофитная	0	0	+	+	0	0	0	0	+	0	0	0	+	+	0	0	+	0	**13.6**	0
Сорно-рудеральная	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	0	+	**8.1**
Число геоботанических описаний	97	138	35	33	102	22	21	48	14	31	164	91	127	54	45	147	45	33	18	36

Примечание. «+» — обозначены значени *IndVal* < 0.5.

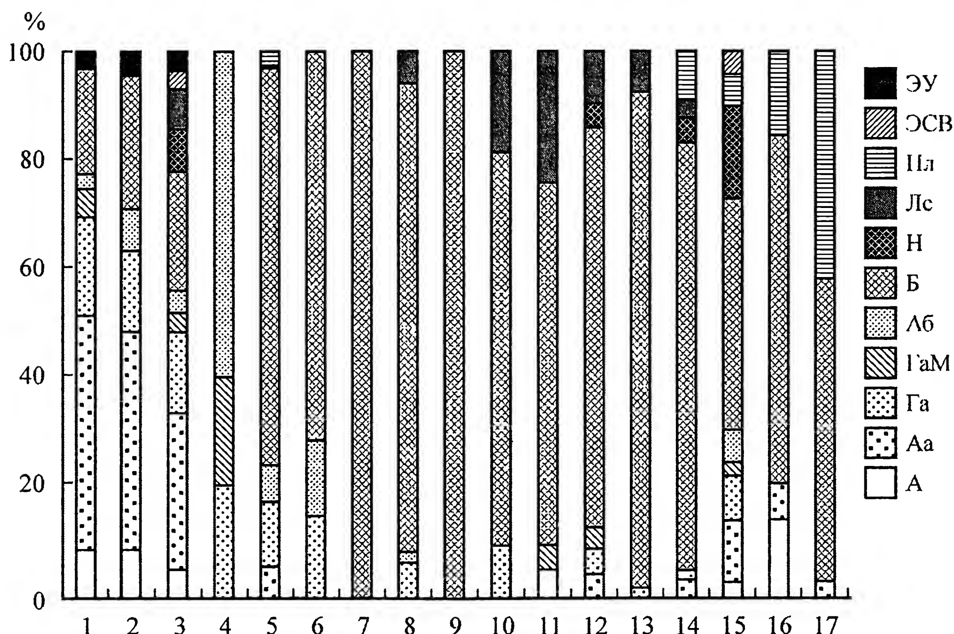


Рис. 3. Распределение видов ЭЦГ по широтным группам.

ЭЦГ: 1 — горно-тундровая, 2 — горно-луговая, 3 — петрофитная, 4 — тундрово-болотная, 5 — болотная, 6 — лесо-болотная, 7 — боровая, 8 — таежно-лесная, 9 — таежная лугово-лесная, 10 — долинная темнохвойно-лесная, 11 — долинная лесная, 12 — долинная лугово-лесная, 13 — долинная лесо-луговая, 14 — долинная луговая, 15 — аллювиальная, 16 — прибрежно-водная, 17 — сорно-рудеральная. Широтные элементы: А — арктический, Аа — арктоальпийский, Га — гипоарктический, ГаМ — гипоарктомонтанный, Аб — арктобореальный, Б — бореальный, Н — неморальный, Лс — лесостепной, Пл — плюризональный, ЭСВ — эндемик европейского Северо-Востока, ЭУ — эндемик Урала. Классификация широтных элементов принята согласно сводке «Флора северо-востока европейской части СССР» (1974, 1976а, б, 1977).

в результате применения коэффициента *IndVal* к ней отнесены еще 12 таксонов (табл. 3). С использованием экологических шкал показано (табл. 4), что все они предпочитают экотопы, отличающиеся более благоприятными условиями (почвы в них не столь бедные и кислые, как под тундровыми фитоценозами). Интересно, что в предгорной ландшафтной зоне многие виды, обычные для горных лугов (*Allium schoenoprasum*, *Dianthus superbus*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis compacta*, *Rhodiola rosea*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum*), встречаются на галечных аллювиальных наносах речных долин в сообществах травянистых многолетников, занимающих пойменные террасы 1-го уровня. В эти местообитания их зачатки приносят потоки воды во время половодий. Для типичных пойменных лугов большинство из них не характерно (табл. 2).

Некоторые виды северных широтных групп, принимающие заметное участие в формировании фитоценозов, типичных для верхних поясов гор (*Betula nana*, *Carex redowskiana*, *Salix glauca*, *S. lapponum*, *Vaccinium uliginosum*), в условиях предгорной и равнинной ландшафтной зон обнаружили отчетливую приуроченность к болотам. На графе эта совокупность видов выделилась в особую переходную группу (рис. 2, группа *3а*). С учетом значимой роли перечисленных таксонов в нескольких типах растительности (табл. 2) они были отнесены к особой, **тундрово-болотной ЭЦГ**. Исследователи, разрабатывавшие системы эколого-ценотических групп для центральных районов России, рассматривают виды данной группы в составе болотной ЭЦГ (Восточноевропейские.., 2004).

ТАБЛИЦА 3

Система эколого-ценотических групп сосудистых растений в растительном покрове ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры

№	ЭЦГ	Подгруппа	Виды
1	Горно-тундровая	—	***Anemonastrum biarmiense,*** *Antennaria dioica, Arctous alpina, Artemisia norvegica, Athyrium distentifolium,* ***Betula tortuosa, Bistorta major,*** *Calamagrostis lapponica,* ***Carex arctisibirica, C. brunnescens,*** *C. rupestris, C. sabynensis,* ***C. vaginata,*** *Diapensia lapponica,* ***Diphasiastrum alpinum,*** *Dryas octopetala,* ***Empetrum hermaphroditum, Festuca ovina,*** *Hedysarum arcticum, Hieracium agg. vulgatum,* ***H. alpinum,*** *Huperzia selago,* ***Juncus trifidus, Juniperus sibirica,*** *Larix sibirica, Loiseleuria procumbens,* ***Luzula frigida,*** *L. wahlenbergii, Lycopodium lagopus, Myosotis asiatica, Nardus stricta, Omalotheca supina, Pedicularis oederi, Phlojodicarpus villosus, Potentilla crantzii, Salix lanata, S. nummularia, S. reticulata, Valeriana capitata*
2	Горно-луговая	—	***Allium schoenoprasum, Alopecurus alpinus, Anthoxanthum alpinum,*** *Carex caucasica, Cerastium arvense, Coeloglossum viride, Deschampsia glauca,* ***Dianthus superbus,*** *Euphrasia frigida, Hieracium hypoglaucum,* ***Lagotis uralensis,*** *Luzula parviflora,* ***Omalotheca norvegica, Pachypleurum alpinum, Pedicularis compacta, Phleum alpinum,*** *Pyrola grandiflora,* ***Rhodiola rosea, Rumex acetosa,*** *R. lapponicus,* ***Sanguisorba officinalis,*** *Sibbaldia procumbens,* ***Tanacetum bipinnatum, Tephroseris integrifolia, Trisetum sibiricum, Veratrum lobelianum,*** *Viola biflora*
3	Тундрово-болотная		*Betula nana, Carex redowskiana, Salix lapponum, S. glauca, Vaccinium uliginosum*
4	Болотная	Олиготрофная	***Andromeda polifolia,*** *Baeothryon cespitosum,* ***Carex limosa, C. pauciflora, C. paupercula, Chamaedaphne calyculata,*** *Drosera anglica, D. rotundifolia,* ***Eriophorum russeolum,*** *E. scheuchzeri,* ***E. vaginatum,*** *Oxycoccus microcarpus,* ***O. palustris, Rubus chamaemorus,*** *Scheuchzeria palustris*
		Мезотрофная	*Carex chordorrhiza, C. lasiocarpa,* ***C. rostrata,*** *C. rotundata, Eriophorum polystachyon,* ***Menyanthes trifoliata,*** *Pedicularis palustris*
		Мезоэвтрофная (ключевых болот)	*Baeothryon alpinum, Carex appropinquata, C. dioica, C. elongata, C. heleonastes, Cirsium palustre, Corallorhiza trifida, Epilobium palustre, Eriophorum latifolium, Gymnadenia conopsea, Ligularia sibirica, Listera ovata, Parnassia palustris, Salix myrtilloides, Saxifraga hirculus*
		Эвтрофная (низинных болот)	*Carex rhynchophysa, C. vesicaria, Comarum palustre, Equisetum palustre, Galium uliginosum*
5	Лесо-болотная	—	*Carex cinerea, C. juncella, Cicuta virosa,* ***Ledum palustre,*** *Petasites frigidus,* ***Pinus sylvestris,*** *Stellaria crassifolia, Thelypteris palustris*
6	Боровая	—	*Arctostaphylos uva-ursi, Calamagrostis epigeios, Carex ericetorum*
7	Таежно-лесная	Мезоолиготрофная	***Avenella flexuosa, Betula pubescens,*** *Diphasiastrum complanatum,* ***Dryopteris carthusiana, D. expansa,*** *Goodyera repens,* ***Juniperus communis, Linnaea borealis,*** *Listera cordata,* ***Lycopodium annotinum,*** *L. clavatum,* ***Maianthemum bifolium, Melica nutans, Melampyrum pratense, Orthilia secunda, Picea obovata, Pinus sibirica,*** *Platanthera bifolia, Populus tremula, Pyrola chlorantha, P. media, P. minor, P. rotundifolia,* ***Rubus arcticus, Solidago virgaurea, Sorbus sibirica, Trientalis europaea, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idea***

№	ЭЦГ	Подгруппа	Виды
		Олигомезотрофная	***Abies sibirica, Atragene sibirica,*** *Betula pendula, Calamagrostis obtusata, Calypso bulbosa,* ***Diplazium sibiricum, Hieracium altipes, Lonicera pallasii, Luzula pilosa, Paeonia anomala, Phegopteris connectilis, Rosa acicularis, Rubus saxatilis,*** *Sorbus aucuparia*
		Мезотрофная	*Cinna latifolia,* ***Fragaria vesca, Gymnocarpium dryopteris, Oxalis acetosella, Rubus idaeus,*** *Salix caprea, Stellaria holostea*
		Гигрофильная	***Carex globularis,*** *Chamaepericlymenum suecicum,* ***Equisetum sylvaticum***
8	Таежная лугово-лесная	—	*Calamagrostis purpurea, Chamaenerion angustifolium, Vicia sylvatica*
9	Долинная темнохвойно-лесная	—	*Carex disperma, C. loliacea, C. rhizina, Circaea alpina, Moneses uniflora, Ranunculus lapponicus, Rubus humulifolius, Salix jenisseensis, Saussurea parviflora, Viola mirabilis, V. selkirkii*
10	Долинная лесная	—	***Aconitum septentrionale,*** *Actaea erythrocarpa, A. spicata,* ***Adoxa moschatellina,*** *Athyrium filix-femina,* ***Cacalia hastata, Cardamine macrophylla, Chrysosplenium alternifolium,*** *C. tetrandrum, Cortusa mathioli,* ***Crepis paludosa,*** *Daphne mezereum, Lathyrus vernus,* ***Melampyrum sylvaticum, Milium effusum, Paris quadrifolia, Ribes hispidulum,*** *R. rubrum,* ***Saxifraga aestivalis,*** *Spiraea media,* ***Stellaria bungeana, Valeriana wolgensis***
11	Долинная лугово-лесная	—	*Angelica sylvestris, Cardamine pratensis,* ***Cirsium heterophyllum,*** *C. oleraceum, Corydalis bulbosa,* ***Crepis sibirica,*** *Delphinium elatum,* ***Equisetum pratense, Filipendula ulmaria, Galium boreale, Geranium albiflorum, G. sylvaticum,*** *Hieracium aurantiacum, Moehringia lateriflora, Myosotis sylvatica,* ***Pleurospermum uralense,*** *Poa nemoralis, P. remota, Primula pallasii, Ranunculus propinquus, Salix pyrolifolia,* ***Trollius europaeus,*** *Veronica officinalis, Viola epipsila, V. mauritii*
12	Долинная лесо-луговая	Мезофильная	***Alopecurus pratensis, Anthriscus sylvestris, Artemisia vulgaris,*** *Carum carvi, Centaurea jacea, Glechoma hederacea,* ***Heracleum sibiricum,*** *Hieracium laevigatum,* ***Lamium album, Lathyrus pratensis,*** *Ranunculus auricomus, Rosa majalis,* ***Tanacetum vulgare, Thalictrum minus, Vicia sepium,*** *Viola canina*
		Мезогигрофильная	*Alnus incana,* ***Bromopsis inermis,*** *Cerastium davuricum, Conioselinum tataricum, Duschekia fruticosa, Elymus caninus, Galium trifidum,* ***Geum rivale, Hylotelephium triphyllum,*** *Impatiens noli-tangere,* ***Lactuca sibirica,*** *Lysimachia nummularia, Matteuccia struthiopteris, Mentha arvensis,* ***Myosotis palustris, Padus avium, Phalaroides arundinacea, Ranunculus repens,*** *Rumex aquaticus, R. pseudonatronatus, Salix acutifolia,* ***S. dasyclados,*** *S. myrsinifolia, S. viminalis,* ***Senecio nemorensis,*** *Stellaria nemorum,* ***Urtica sondenii, Veronica longifolia***
		Гигрофильная	***Angelica archangelica,*** *Carex atherodes,* ***C. cespitosa, Poa palustris, Ribes nigrum,*** *Scutellaria galericulata, Viola palustris*
13	Долинная луговая	Ксеромезофильная	***Achillea millefolium,*** *Botrychium lunaria, Carex praecox, Dianthus deltoides,* ***Festuca rubra,*** *Galium mollugo, Hieracium umbellatum, Knautia arvensis,* ***Leucanthemum vulgare,*** *Linaria vulgaris, Pimpinella saxifraga, Plantago media, Ranunculus polyanthemos,* ***Rumex acetosella, R. thyrsiflorus,*** *Stellaria graminea*

№	ЭЦГ	Подгруппа	Виды
		Мезофильная	***Agrostis tenuis, Amoria repens,*** *Anthoxanthum odoratum, Botrychium multifidum, Carex lachenalii, C. pallescens, Centaurea phrygia,* ***Cerastium holosteoides,*** *Chaerophyllum prescottii, Coccyganthe flos-cuculi, Dactylis glomerata, Elymus fibrosus, E. mutabilis,* ***Elytrigia repens, Equisetum arvense, Festuca pratensis, Geranium pratense, Hypericum maculatum, Leontodon autumnalis, Omalotheca sylvatica, Phleum pratense, Plantago major, Poa alpina, P. pratensis,*** *Potentilla anserina,* ***Prunella vulgaris,*** *Polemonium coeruleum,* ***Ranunculus acris, Rhinanthus serotinus, Taraxacum officinale, Thalictrum simplex, Trifolium medium, T. pratense,*** *Turritis glabra,* ***Veronica chamaedrys, Vicia cracca, Viola tricolor***
		Мезогигрофильная	*Agrostis gigantea, Barbarea stricta, Bistorta vivipara,* ***Deschampsia cespitosa,*** *Filaginella uliginosa, Galium physocarpum, Hierochloe odorata, Lysimachia vulgaris, Ptarmica vulgaris, Ranunculus monophyllus, Rumex crispus,* ***Stellaria palustris***
14	Аллювиальная	Мезофильная	*Agrostis borealis, Aster sibiricus, Astragalus danicus, A. subpolaris, Chamaenerion latifolium, Euphorbia borodinii, Hedysarum alpinum, Inula salicina, Linaria acutiloba, Lotus peczoricus, Oberna behen, Polygala amarella, Silene tatarica*
		Гигрофильная	*Agrostis stolonifera, Bidens tripartita, Calamagrostis neglecta, Carex bicolor, C. capillaris, Eleocharis palustris, E. quinqueflora, Epilobium hornemannii, Glyceria lithuanica, Juncus alpino-articulatus, Lathyrus palustris, Pedicularis sceptrum-carolinum, Pinguicula vulgaris, Ranunculus flammula, R. reptans, Rorippa palustris, Salix hastata, Sagina saginoides, Stellaria fennica, S. longifolia, Triglochin palustre, Viola epipsiloides*
15	Прибрежно-водная	—	*Alisma plantago-aquatica, Arctagrostis latifolia, Arctophila fulva, Butomus umbellatus,* ***Caltha palustris,*** *Carex acuta,* ***C. aquatiis,*** *Equisetum fluviatile,* ***Galium palustre, Juncus filiformis,*** *Naumburgia thyrsiflora, Persicaria amphibia,* ***Petasites radiatus,*** *Scirpus sylvaticus*
16	Петрофитная	—	*Aster alpinus, Astragalus frigidus, Carex alba, C. digitata, C. media, Campanula rotundifolia, Cryptogramma stelleri, Cypripedium calceolus, C. guttatum, Cystopteris dickieana, Dendranthema zawadskii, Dryas punctata, Epipactis atrorubens, Equisetum scirpoides, Gymnocarpium robertianum, Pinguicula alpina, Rhizomatopteris montana, Saussurea alpina, Saxifraga cespitosa, S. nivalis, S. oppositifolia, Selaginella selaginoides, Thymus talijevii, Tofieldia pusilla, Viola rupestris, Woodsia glabella*
17	Сорно-рудеральная	Олигомезотрофная	*Cirsium setosum, Erigeron acris, Hieracium caespitosum, Juncus bufonius, J. nodulosus, Persicaria lapathifolia, Polygonum humifusum, Puccinellia distans, Tussilago farfara*
		Мезотрофная	*Amoria hybrida, Capsella bursa-pastoris, Crepis tectorum, Galeopsis bifida, Hordeum jubatum, Fallopia convolvulus, Lepidotheca suaveolens, Melandrium album, Myosotis micrantha, M. arvensis, Poa annua, Polygonum aviculare, Rumex confertus, Spergula arvensis, Tripleurospermum perforatum*
		Эутрофная	*Chenopodium album, Erysimum cheiranthoides, Poa supina, P. trivialis, Veronica serpyllifolia*
		Нитрофильная	*Alopecurus aequalis, Carduus crispus, Chenopodium rubrum, Galeopsis speciosa, Ranunculus sceleratus, Senecio vulgaris Stellaria media, Urtica dioica*

Примечание. Жирным шрифтом выделены виды, входящие в ядра выделенных ЭЦГ.

ТАБЛИЦА 4

Средние значения и стандартная ошибка экологических факторов для выделенных ЭЦГ

ЭЦГ, подгруппа	Значение экологического фактора (балл шкалы Элленберга)			
	F	N	R	L
Горно-тундровая (*n* = 39)	5.9 ± 0.18	2.6 ± 0.17	4.0 ± 0.29	7.1 ± 0.18
Горно-луговая (*n* = 27)	6.1 ± 0.16	3.7 ± 0.23	4.5 ± 0.27	6.7 ± 0.16
Тундрово-болотная (*n* = 5)	7.2 ± 0.64	2.6 ± 0.25	3.0 ± 0.54	7.5 ± 0.25
Болотная				
Олиготрофная (*n* = 15)	8.7 ± 0.14	1.6 ± 0.14	2.4 ± 0.23	8.2 ± 0.21
Мезотрофная (*n* = 7)	9.1 ± 0.17	2.7 ± 0.16	3.4 ± 0.20	8.5 ± 0.21
Мезоэутрофная (*n* = 15)	8.2 ± 0.25	3.4 ± 0.37	5.3 ± 0.51	7.1 ± 0.33
Эутрофная (*n* = 5)	8.1 ± 0.31	3.5 ± 0.51	5.1 ± 0.33	6.7 ± 0.21
Лесо-болотная (*n* = 8)	8.2 ± 0.31	3.6 ± 0.48	4.1 ± 0.41	6.7 ± 0.41
Боровая (*n* = 3)	4.3 ± 0.84	2.5 ± 0.46	3.6 ± 0.25	5.8 ± 0.45
Таежно-лесная				
Мезоолиготрофная (*n* = 29)	5.5 ± 0.20	2.6 ± 0.12	3.5 ± 0.25	5.2 ± 0.25
Олигомезотрофная (*n* = 14)	6.0 ± 0.09	3.8 ± 0.06	4.5 ± 0.23	5.3 ± 0.32
Мезотрофная (*n* = 7)	5.6 ± 0.15	5.7 ± 0.21	4.9 ± 0.31	4.9 ± 0.62
Гигрофильная (*n* = 3)	6.8 ± 0.08	3.3 ± 0.38	3.8 ± 0.61	4.8 ± 0.93
Таежная лугово-лесная (*n* = 3)	5.7 ± 0.85	3.8 ± 0.08	5.6 ± 1.18	6.3 ± 0.33
Долинная темнохвойно-лесная (*n* = 11)	6.2 ± 0.24	3.9 ± 0.23	4.9 ± 0.33	5.0 ± 0.24
Долинная лесная (*n* = 22)	6.3 ± 0.20	4.9 ± 0.29	5.7 ± 0.28	4.9 ± 0.24
Долинная лугово-лесная (*n* = 25)	6.4 ± 0.22	4.2 ± 0.30	5.4 ± 0.26	6.2 ± 0.21
Долинная лесо-луговая (*n* = 52)	6.8 ± 0.19	5.1 ± 0.22	6.1 ± 0.17	6.4 ± 0.13
Долинная луговая				
Ксеромезофильная (*n* = 16)	3.7 ± 0.12	2.9 ± 0.25	5.4 ± 0.37	7.3 ± 0.22
Мезофильная (*n* = 37)	5.6 ± 0.08	4.5 ± 0.23	5.7 ± 0.16	7.0 ± 0.09
Гигромезофильная (*n* = 12)	7.5 ± 0.28	4.4 ± 0.48	5.7 ± 0.29	6.6 ± 0.23
Аллювиальная (*n* = 37)				
Мезофильная (*n* = 16)	6.2 ± 0.30	3.8 ± 0.25	6.3 ± 0.33	7.4 ± 0.18
Гигрофильная (*n* = 21)	8.0 ± 0.24	3.4 ± 0.34	5.8 ± 0.37	7.3 ± 0.21
Прибрежноводная (*n* = 14)	8.7 ± 0.30	4.6 ± 0.42	4.8 ± 0.33	7.2 ± 0.23
Петрофитная (*n* = 27)	5.3 ± 0.22	2.8 ± 0.18	6.1 ± 0.31	6.5 ± 0.30
Сорно-рудеральная				
Олигомезотрофная (*n* = 9)	6.1 ± 0.31	3.8 ± 0.29	6.3 ± 0.54	7.6 ± 0.24
Мезотрофная (*n* = 15)	5.3 ± 0.17	5.8 ± 0.10	5.7 ± 0.24	7.1 ± 0.19
Эутрофная (*n* = 5)	5.2 ± 0.49	7.0 ± 0.00	6.2 ± 0.35	7.0 ± 0.32
Нитрофильная (*n* = 8)	6.5 ± 0.57	8.5 ± 0.19	6.3 ± 0.27	7.5 ± 0.39

Примечание. *n* — число видов в группе. Шкалы F — увлажнения, N — обеспеченности почв азотом, R — кислотности, L — освещенности.

По экологическим характеристикам и положению на графе к переходной группе, соответствующей тундрово-болотной ЭЦГ, оказалась наиболее близка **плеяда № 3**. Она объединяет преимущественно стенотопные виды, характерные для наиболее сырых и преимущественно бедных местообитаний, в которых формируются сообщества болот, поэтому мы рассматриваем их совокупность как ядро **болотной ЭЦГ**. Особенность болотных экосистем заключается в том, что фитоценозы существуют на сложенных растительными остатками торфяных почвах, которые по сравнению с автоморфными почвами имеют более высокую влажность и, как следствие, менее благоприятный температурный режим, слабую аэрацию, а также низкую объемную массу и высокую кислотность. Все это создает специфические жест-

кие условия для существования растений на болотах и приводит к формированию четко обособленного набора видов, слагающих сообщества. Применение коэффициента *IndVal* для видов, не включенных на первом этапе работы в анализ сопряженности из-за низкой встречаемости, позволило выявить ряд таксонов, которые в регионе были зарегистрированны преимущественно на болотах. С учетом данных о ценотической приуроченности рассматриваемая ЭЦГ насчитывает 42 вида (табл. 3).

Использование экологических шкал показало, что виды, формирующие болотную ЭЦГ, неоднородны по отношению к фактору богатства почв азотом (табл. 4), поэтому ее разбили на 4 подгруппы. Виды, образовавшие ядро данной ЭЦГ (*Andromeda polifolia*, *Carex limosa*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum russeolum*, *Oxycoccus palustris* и др.), относятся преимущественно к олиготрофной подгруппе и типичны для верховых болот. Для болотных экосистем с торфяными залежами переходного характера обычны виды мезотрофной подгруппы. Два из них — *Carex rostrata* и *Menyanthes trifoliata* — входят в ядро болотной ЭЦГ. На болотах ключевого питания, которые в изученном регионе встречаются нечасто, преобладают виды, совокупность которых можно рассматривать в качестве мезоэвтрофной подгруппы. В их числе *Baeothryon alpinum*, *Carex appropinquata*, *Ligularia sibirica*, *Parnassia palustris*, *Saxifraga hirculus*. Виды, отнесенные к эвтрофной подгруппе (*Carex rhynchophysa*, *C. vesicaria*, *Comarum palustre*, *Equisetum palustre*), типичны для низинных болот и заболоченных лугов, где условия обеспеченности растений элементами минерального питания наиболее благоприятные. Данные подгруппы достаточно хорошо совпадают с ЭЦГ, эмпирически выделенными О. Л. Кузнецовым (2005) для болот Карелии, болотными и лугово-болотными свитами А. А. Ниценко (1969б).

К плеяде № 3 тяготеет еще одна переходная группа видов (рис. 2, группа *3б*), включающая *Pinus sylvestris* и *Ledum palustre*. Они имеют более широкие экологические амплитуды, чем другие болотные виды, и образуют заметное число связей с таксонами плеяды № 4, которые, как будет показано далее, характерны для лесов. Так, *Pinus sylvestris* формирует древесный ярус и в местообитаниях с избыточным увлажнением застойного характера — на болотах, в заболоченных лесах сфагновой группы типов и в экотопах с очень сухими и бедными песчаными почвами, приуроченных к боровым террасам рек. Другой вид — *Ledum palustre* — встречается преимущественно на болотах и в сфагновых сосняках, но в подзоне северной тайги довольно обычен в незаболоченных водораздельных лесах. Данные олиготрофные виды отнесены нами к **лесо-болотной ЭЦГ**. В состав этой группы, имеющей переходный характер, с учетом данных о ценотической приуроченности можно включить еще ряд видов, произрастающих на болотах ключевого питания, облесенных *Betula pubescens*, или в заболоченных березняках: *Carex juncella*, *Cicuta virosa*, *Stellaria crassifolia*, *Thelypteris palustris*. Они более требовательны к условиям минерального питания.

Плеяду № 4, объединяющую 35 таксонов, с использованием коэффициента *IndVal* мы идентифицировали как **таежно-лесную ЭЦГ**. Применение данного коэффициента для видов с низкой встречаемостью позволило расширить состав группы еще на 18 таксонов. Ее ядро составляют виды, наиболее характерные для плакорных и долинных сообществ темнохвойной тайги и в меньшей степени — производных лиственных лесов (табл. 2). К их числу относятся эдификаторы (*Abies sibirica*, *Betula pubescens*, *Picea obovata*, *Pinus sibirica*) и доминанты (*Carex globularis*, *Dryopteris expansa*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и др.) зональных фитоценозов. От таксонов, входящих в состав ранее рассмотренных ЭЦГ, все они четко отличаются отношением к освещенности, буду-

чи наиболее теневыносливыми (табл. 4). При этом оптимумы по другим ведущим экологическим факторам у представителей таежно-лесной ЭЦГ различаются. Большинство из них, например *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, способны расти на бедных почвах с высокой кислотностью и могут быть отнесены к мезоолиготрофной подгруппе. Для экотопов с несколько более богатыми почвами, где формируются леса преимущественно травяной группы типов, характерны олигомезотрофы *Abies sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Diplazium sibiricum*, *Phegopteris connectilis*, *Rubus saxatilis*. Такие виды, как *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Rubus idaeus*, *Stellaria holostea*, более типичны для лесов подзоны южной тайги, а в районе исследований могут рассматриваться как индикаторы экотопов с почвами, относительно богатыми соединениями азота. Мы относим их к мезотрофной подгруппе. Ряд видов, прежде всего *Carex globularis* и *Equisetum sylvaticum*, маркируют лесные сообщества, формирующиеся на бедных кислых почвах в условиях повышенного увлажнения, сопровождающегося ухудшением аэрации.

Анализ литературы показывает, что сочетание видов, вошедших в рассматриваемую ЭЦГ, достаточно устойчиво для значительной по площади территории северных и центральных областей европейской части России. А. А. Ниценко (1969б) определял его как свиту ели, Г. М. Зозулин (1970, 1973) — как таежную историческую свиту растительности. Сходство видового состава выделенной нами таежно-лесной ЭЦГ и бореальной ЭЦГ, предложенной для центральной России (Восточноевропейские.., 2004), составляет 67 %. Однако имеется и некоторая региональная специфика выделенной нами группы сопряженных видов. В нее входят типичные для таежных сообществ Сибири таксоны (*Abies sibirica*, *Atragene sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Paeonia anomala*, *Pinus sibirica*, *Sorbus sibirica*), граница сплошных ареалов которых не распространяется к западу далее бассейнов Печоры и Северной Двины.

Четко обособившаяся на графе **плеяда № 5** включает виды наиболее светлых местообитаний с почвами, довольно богатыми органическими соединениями (*Achillea millefolium*, *Agrostis tenuis*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca pratenesis*, *Phleum pratense*, *Ranunculus acris*, *Trifolium medium*, *Vicia cracca* и др., всего 30). Все они обычны для пойменных лугов (табл. 2), поэтому логично рассматривать данную плеяду в качестве ядра **долинной луговой ЭЦГ**. На основе сведений о ценотической приуроченности видов с низкой встречаемостью к рассматриваемой группе были отнесены еще 35 таксонов (табл. 3). Привлечение к анализу экологических шкал (табл. 4) позволило выявить несколько подгрупп, которые при классификации растительности могут использоваться в качестве индикаторов экотопических условий. Наиболее отчетливые различия виды долинной луговой ЭЦГ проявляют по отношению к фактору влажности почв. Большинство из них (*Agrostis tenuis*, *Amoria repens*, *Dactylis glomerata*, *Hypericum maculatum*, *Poa pratensis*, *Thalictrum simplex*, *Vicia cracca* и др.) — типичные мезофиты. Индикаторами экотопов с несколько более сухими почвами выступают представители ксеромезофитной подгруппы: *Achillea millefolium, Festuca rubra*, *Leucanthemum vulgare*, *Pimpinella saxifraga*, *Ranunculus polyanthemos*, *Rumex acetosella*. Виды мезогигрофильной подгруппы (*Deschampsia cespitosa*, *Lysimachia vulgaris*, *Ptarmica vulgaris*, *Rumex crispus*, *Stellaria palustris* и др.) приурочены к более увлажненным местообитаниям низких уровней поймы. Состав долинной луговой группы видов более чем на 70 % совпадает с составом лугово-степной ЭЦГ, выделенной для центральных районов европейской части России (Восточноевропейские.., 2004).

Плеяда № 6 также состоит из светолюбивых видов трав, но ее представители (*Caltha palustris*, *Carex aquatilis*, *Galium palustre*, *Juncus filiformis*, *Petasites radiatus*) в отличие от луговых мезофитов, составляющих ядро плеяды № 5, обитают в условиях повышенного увлажнения (табл. 4) на мелководьях и в прирусловой части поймы. Это дает основание рассматривать ее как ядро особой **прибрежно-водной ЭЦГ**. С использованием разных методов анализа в состав рассматриваемой ЭЦГ мы включили 14 таксонов (табл. 3). По составу ядро этой группы во многом сходно с прибрежно-водной группой водно-болотной ЭЦГ, выделяемой для центральной России (Восточноевропейские.., 2004), и лугово-болотной свитой в понимании А. А. Ниценко (1969б).

Здесь будет уместно заметить, что большой пестротой видового состава отличается растительность свежих каменистых аллювиев уральских рек (так называемых бечевников), занимающая в пространстве и времени промежуточное положение между фитоценозами прибрежно-водной полосы и сообществами пойменных лугов. Возможно, этим можно объяснить тот факт, что при расчете коэффициента сопряженности Бравэ таксоны, характерные для данных местообитаний, не образовали отчетливо обособленной совокупности. Последующее применение коэффициента *IndVal* позволило выделить особую **аллювиальную ЭЦГ**, в которую объединили 37 видов (табл. 3). Условия влагообеспеченности на бечевниках значительно варьируют; по отношению к этому экологическому фактору группа разбита на 2 подгруппы (табл. 4): мезофильную (*Aster sibiricus*, *Astragalus subpolaris*, *Chamaenerion latifolium*, *Euphorbia borodinii*, *Silene tatarica*) и гигрофильную (*Agrostis stolonifera*, *Eleocharis quinqueflora*, *Epilobium hornemannii*, *Ranunculus reptans*, *Triglochin palustre* и др.). Аллювиальная ЭЦГ оказалась весьма специфичной по видовому составу; 44 % из отнесенных к ней таксонов для флор центральных и северо-западных районов европейской части России не свойственны. Среди них эндемик европейского северо-востока России (*Lotus peczoricus*), виды высоких широт (*Astragalus subpolaris*, *Pinguicula vulgaris*, *Salix hastata*) и горных регионов (*Carex bicolor*, *Chamaenerion latifolium*, *Epilobium hornemannii*, *Sagina saginoides*), растения, основная область распространения которых лежит в азиатской части России (*Aster sibiricus*, *Linaria acutiloba*). Более широко распространенные виды из числа отнесенных нами к аллювиальной ЭЦГ в других регионах входят большей частью в состав луговой (Ниценко, 1969б) и лугово-степной (Восточноевропейские.., 2004) групп.

Анализ имеющегося в нашем распоряжении геоботанического материала позволяет заключить, что виды прибрежно-водной, аллювиальной и луговой долинной ЭЦГ характерны для фитоценозов, развивающихся в долинах Печоры и ее притоков на начальных стадиях первичных сукцессий. Виды, приуроченные к экотопам речных долин, сгруппировались также в **плеяду № 7**, которая оказалась самой многочисленной. В ее ядро объединились 43 вида, свойственные растительным сообществам, отражающим более поздние этапы сукцессионных смен на аллювиальных наносах. Рассмотрим, как происходят в исследованном регионе эти процессы.

Без регулярного использования пойменных лугов (сенокошение, выпас) на них поселяются кустарники, прежде всего ивы (*Salix dasyclados*, *S. viminalis*), либо лиственные деревья (чаще всего *Betula pubescens*), кроны которых постепенно смыкаются. При иной смене растительности на свежем преимущественно песчаном аллювии развиваются ивняки, под пологом которых по мере его изреживания развивается хорошо развитый травостой. В результате этих разнонаправленных процессов в долинах рек бассейна Печоры достаточно обычны древовидные ивняки и

березовые леса так называемого «паркового» облика, в которых куртины древесных растений чередуются со значительными по площади луговыми полянами. При дальнейшем изменении режима поемности их постепенно замещают типичные таежные сообщества с доминированием *Picea obovata* и *Abies sibirica* (Самбук, 1930, 1931; Корчагин, 1940; Флора.., 1997).

При охарактеризованных сукцессионных сменах одним из ведущих экологических факторов, определяющих состав нижних ярусов фитоценозов, является освещенность. Анализ экологических потребностей видов показал, что таксоны, вошедшие в рассматриваемую плеяду, образуют группы, отражающие градиент изменения светового режима. Применяя коэффициент *IndVal*, установили, что сопряженные виды плеяды № 7 играют неодинаковую ценотическую роль в разных типах растительности речных долин. Эти данные позволили нам подразделить данную плеяду на 3 ЭЦГ (табл. 3).

Виды, которые мы включили в состав **долинной лесо-луговой ЭЦГ** (*Artemisia vulgaris*, *Bromopsis inermis*, *Heracleum sibiricum*, *Tanacetum vulgare*, *Urtica sondenii* и др.), способны переносить затенение в большей степени, чем таксоны, вошедшие в луговую долинную ЭЦГ (табл. 4). Для них максимальные значения коэффициента *IndVal* отмечены в фитоценозах пойменных лугов и кустарников (табл. 2). Часть видов может рассматриваться в качестве индикаторов повышенного увлажнения экотопов, это гигрофиты (*Carex cespitosa*, *Poa palustris*, *Geum rivale*, *Ribes nigrum*) и мезогигрофиты (*Myosotis palustris*, *Ranunculus repens*, *Salix dasyclados*, *Veronica longifolia*, *Viola epipsila*). Другие (*Alopecurus prateneis*, *Anthriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Lamium album*, *Lathyrus pratensis*, *Thalictrum minus*) — типичные мезофиты.

Виды **долинной лугово-лесной ЭЦГ** (*Angelica sylvestris*, *Cirsium heterophyllum*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium albiflorum*, *Trollius europaeus* и др.) обычны для лугов и ивняков, но наибольшие значения коэффициента *IndVal* нередко демонстрируют в фитоценозах пойменных березняков, где освещенность ниже (табл. 2). Так же, как и представители долинной лесо-луговой ЭЦГ, они относятся к числу полусветовых растений (табл. 4).

Более теневыносливые виды (*Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Lathyrus vernus*, *Melampyrum sylvaticum*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia* и др.) объединяет **долинная лесная ЭЦГ** (табл. 4). Они наиболее типичны для фитоценозов темнохвойных и лиственных лесных формаций, формирующихся на аллювиальных наносах (табл. 2). В других сообществах, представляющих рассматриваемый динамический ряд, их присутствие заметно меньше. Среди представителей данной группы выделяются виды, характерные для местообитаний с повышенным увлажнением проточного характера: *Aconitum septentrionale*, *Cardamine macrophylla*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Crepis paludosa*, *Saxifraga aestivalis*, *Valeriana wolgensis*. Крайнее положение на градиенте освещенности занимают также таксоны, выделенные с использованием коэффициента *IndVal* в **долинную темнохвойно-лесную ЭЦГ**: *Carex loliacea*, *Circaea alpina*, *Moneses uniflora*, *Rubus humilifolius* и др. (табл. 3). В остальных типах пойменной растительности они не встречаются.

С привлечением литературных данных установлено, что ряд видов, входящих в состав эколого-ценотических групп долинных экотопов, в исследованном нами регионе меняет свою ценотическую приуроченность в сравнении с другими частями их ареалов. Так, в системах ЭЦГ, предложенных для северо-западных (Ниценко, 1969б) и центральных (Восточноевропейские.., 2004) районов европейской части России, они отнесены к нитрофильной (*Chrysosplenium alternifolium*, *Crepis paludo-*

sa, *Cirsium oleraceum* и др.) и неморальной (*Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Poa nemoralis*, *Stellaria nemorum* и др.) группам. Данные виды наиболее требовательны к условиям обеспеченности почв элементами минерального питания, особенно азотом, поэтому в условиях подзон средней и северной тайги закономерно тяготеют к экотопам долин рек и ручьев, где почвы плодороднее, чем на водоразделах.

Промежуточное положение между плеядами № 7 и № 4 занимают 2 вида: *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium* (рис. 2, группа *4a*). Они показали высокие величины коэффициента индикаторных значений в широком спектре типов растительности: в долинных и водораздельных лесах, кустарниках, на лугах. *Calamagrostis purpurea*, кроме того, встречается в сообществах горных редколесий и горных лугов, где нередко выступает в роли доминанта или содоминанта, а *Chamaenerion angustifolium* увеличивает постоянство и обилие в производных сообществах, формирующихся на вырубках, гарях, а также в антропогенно нарушенных местообитаниях. С учетом того, что данные виды не вошли ни в одно из ядер ЭЦГ, было принято решение рассматривать их как автономную **таежную лугово-лесную ЭЦГ**. При определении значений коэффициента *IndVal* для видов с низкой встречаемостью к данной группе был отнесен еще один таксон — *Vicia sylvatica*.

Использование коэффициента *IndVal* для видов с встречаемостью менее 1.5 % позволило выделить еще несколько ЭЦГ различного объема. Среди них специфичной для исследованного региона является **петрофитная ЭЦГ**, объединяющая стенотопные виды, растущие на скалах, останцах выветривания, среди каменистых россыпей (табл. 3). Многие из них входят в состав реликтового скального флористического комплекса, сохранились в бассейне Печоры как остатки исчезнувших флор различных климатических периодов голоцена (Юдин, 1963). В связи с этим в данной группе причудливо сочетаются растения северных (*Astragalus frigidus*, *Equisetum scirpoides*, *Rhizomatopteris montana*, *Saxifraga nivalis*, *Selaginella selaginoides*) и южных (*Aster alpinus*, *Carex digitata*, *Dendranthema zawadskii*, *Gymnocarpium robertianum*) широтных групп, присутствуют таксоны, характерные для горных районов (*Cystopteris dickieana*, *Dryas punctata*, *Saussurea alpina*, *Saxifraga oppositifolia*, *Tofieldia pusilla*, *Woodsia glabella*), в частности эндемик Урала (*Thymus talijevii*).

Растительный покров ландшафтов бассейна Печоры в верхнем и среднем течении относительно слабо трансформирован антропогенной деятельностью. Значительная часть территории площадью около 3 млн га входит в состав природно-заповедного фонда (Таскаев, Дегтева, 1999). В связи с этим число описаний нарушенных экотопов, которыми мы располагали, было невелико. Тем не менее, применив коэффициент *IndVal*, мы выделили характерную для данных местообитаний группу видов, которую рассматриваем как **сорно-рудеральную ЭЦГ**. В ее состав входят преимущественно плюризональные виды (рис. 3): *Capsella bursa-pastoris*, *Fallopia convolvulus*, *Lepidotheca suaveolens*, *Melandrium album*, *Persicaria lapathifolia*, *Poa annua*, *Urtica dioica* и др. В связи с этим данная группа проявляет большое сходство с сорно-рудеральными свитами, предложенными А. А. Ниценко (1969б). В системе ЭЦГ, разработанной для центральной России (Восточноевропейские.., 2004), многие виды, которые мы рассматриваем как сорно-рудеральные, отнесены к лугово-степной (*Cirsium setosum*, *Galeopsis speciosa*, *Rumex confertus*, *Veronica serpyllifolia*) и водно-болотной (*Alopecurus aequalis*, *Ranunculus sceleratus*, *Tussilago farfara*) ЭЦГ. Виды, относящиеся к сорно-рудеральной ЭЦГ, проявляют неодинаковые потребности к обеспеченности почв азотом (табл. 4), поэтому мы выделили в ее составе 4 подгруппы: олигомезотрофную, мезотрофную, эутрофную и нитрофильную (табл. 3).

Среди лесных сообществ крайние позиции на градиенте влажности почв занимают сосняки лишайниковые, приуроченные к боровым террасам р. Печоры. Песчаные подзолисто-железистые почвы, развитые под фитоценозами данного типа, характеризуются провальной фильтрацией, в силу чего растения в течение вегетационного сезона нередко испытывают водный дефицит. Одновременно они бедны элементами минерального питания. В связи с этим на боровых террасах в нижних ярусах сосновых лесов главенствующая роль нередко принадлежит не сосудистым растениям, а лишайникам и зеленым мхам. Нами выявлено лишь 3 вида сосудистых растений, которые предпочитают такие экотопы: *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex ericetorum*. Мы рассматриваем их в качестве **боровой ЭЦГ**. Все они входят в состав одноименной группы, выделенной для центральных районов европейской части России (Восточноевропейские.., 2004). Отметим, однако, что в других регионах группа боровых видов разнообразнее. Некоторые ее представители в бассейне Печоры меняют свою ценотическую приуроченность. Например, *Antennaria dioica* проявляет большее постоянство в сообществах горных тундр и редколесий, а не в сосновых лесах.

Таким образом, путем использования различных математических методов с последующей экспертной оценкой результатов в растительном покрове равнинных, предгорных и горных ландшафтов бассейна р. Печоры в верхнем и среднем течении выделено 17 эколого-ценотических групп сосудистых растений. Из них горно-тундровая, горно-луговая, тундрово-болотная, петрофитная оказались специфичными для района исследований. При сравнении с системами ЭЦГ, разработанными для других регионов, установлено, что наиболее стабилен состав групп, характерных для зональных лесных сообществ, а также некоторых типов интразональной растительности (болота, луга, прибрежно-водная растительность), сообществ антропогенно-нарушенных местообитаний. Значительное своеобразие видового состава свойственно аллювиальной ЭЦГ. Растительный покров долин водотоков отличается наибольшим разнообразием ЭЦГ, которые отражают как его пространственную организацию, так и динамический ряд сукцессионных смен фитоценозов на аллювиальных наносах. Экотопы речных долин, для которых типичны более богатые почвы, выполняют роль основных мест произрастания видов, характерных для хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. С использованием шкал Г. Элленберга показано, что выделенные совокупности видов занимают разные области экологического пространства, что позволяет использовать их в качестве индикаторов при классификации растительности.

Благодарности

Авторы благодарят В. А. Мартыненко, И. А. Лавриненко, О. В. Лавриненко, С. Н. Плюснина, Ю. А. Дубровского за предоставленные для анализа геоботанические описания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М., 1997. 120 с.

Боровиков В. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. 2-е изд. СПб., 2003. 688 с.

Булохов А. Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.

Булохов А. Д., Соломещ А. И. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск, 2003. 359 с.

Варсанофьева В. А. Геологическое строение территории Печорско-Илычского государственного заповедника // Тр. Печорско-Илычского гос. заповедника. 1940. Вып. 1. С. 5—214.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О. В. Смирновой. М., 2004. Кн. 1. 479 с.

Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 1. С. 23—33.

Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности европейской части СССР // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1081—1092.

Ипатов В. С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10—20.

Королюк А. Ю., Намзалов Б. Б. Эколого-ценотические элементы степной флоры гор Южной Сибири // Сибирский экологический журнал. 1999. № 5. С. 495—500.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // М., 1940. Вып. II. 415 с. (Тр. Печорско-Илычского зап.).

Кузнецов О. Л. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Тр. Карельского НЦ РАН. Петрозаводск, 2005. Вып. 8. С. 15—46.

Лавренко А. Н., Улле З. Г., Сердитов Н. П. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб., 1995. 255 с.

Мартыненко В. А., Дегтева С. В. Конспект флоры национального парка «Югыд-Ва» (Республика Коми). Екатеринбург, 2003. 108 с.

Миркин Б. М. Блок методы выделения растительных ассоциаций // Методы выделения растительных ассоциаций. Л., 1971. С. 141—181.

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.

Ниценко А. А. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1969а. Т. 54. № 1. С. 3—13.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969б. Т. 54. № 7. С. 1002—1013.

Новаковский А. Б. Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPHS». Сыктывкар, 2004. 28 с. (Сер. Автоматизация научных исследований / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 27).

Новаковский А. Б., Дегтева С. В. Эколого-ценотические группы видов в фитоценозах ландшафтов северного и приполярного Урала и Приуралья // Теоретическая и прикладная экология. 2008. № 1. С. 32—37.

Пешкова Н. В., Андреяшкина Н. И. Анализ межвидовых сопряженностей в лиственничных лесах и редколесьях Полярного Урала // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 2. С. 275—284.

Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. III. 530 с.

Самбук В. Ф. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1930. С. 49—145.

Самбук В. Ф. Основные типы лугов в пойме Печоры // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1931. Вып. 23. С. 23—145.

Смирнов В. Э. Экспертно-статистический подход к выделению эколого-ценотических групп видов сосудистых растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2007. 18 с.

Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М., 1957. 115 с.

Таскаев А. И., Дегтева С. В. Система особо охраняемых природных территорий Республики Коми: история формирования и перспективы развития // Урал: наука, экология. Екатеринбург, 1999. С. 78—98.

Федорчук В. Н., Нешатаев В. Ю., Кузнецова М. Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России: типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб., 2005. 382 с.

Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника / С. В. Дегтева, Г. В. Железнова, Д. И. Кудрявцева и др. Екатеринбург, 1997. 385 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 274 с. 1976а. Т. 2. 316 с. 1976б. Т. 3. 293 с. 1977. Т. 4. 311 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти, 2003. 463 с.

Экологическая оценка флоры и растительности центральной Якутии / А. Ю. Королюк, Е. И. Троева, М. М. Черосов и др. Якутск, 2005. 108 с.

Юдин Ю. П. Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М., 1963. Вып. 4. С. 493—587.

Dufrêne M., Legendre P. Species assemblages and indicators species: the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological Monographs. 1997. Vol. 67. N 3. P. 345—366.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen, 1974. 97 S.
Hennekens S. M. TURBO (VEG). Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. User's Guide. Wageningen, Lancaster, 1996. 59 p.
Hennekens S. M., Schaminee J. H. J. TURBOVEG, a comptehensive database management system for vegetation data // J. Veg. Sci. 2001. N 12. P. 589—591.
Kenkel N. C. Trends and interrelationship in boreal wetland vegetation // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 12—22.
McCune B., Grace J. B., Urban D. L. Analysis of ecological communities. MjM Software Design. Oregon, 2002. 285 p.

SUMMARY

A system of ecocoenotic species groups in vegetation cover of the Upper and Middle Pechora River plain, foothill and mountain landscapes was developed using Bravais conjugate coefficient, indicator species values (*IndVal*), Ellenberg indicator values and further expert estimation. Several groups (taiga forest, floodplain meadow, swamp, ruderal and water species groups) were found to demonstrate a high stability in wide range of conditions from boreal zone to boreal-nemoral forests subzone. Few groups (alpine tundra plants, mountain meadow plants, boggy-tundra plants and petrophytes) can be considered as specific for the investigated region entities.

УДК 581.412 + 581.553 (253 : 571.14) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 6

© М. П. Тищенко

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КУСТАРНИКОВ ОСИНОВЫХ ЛЕСОВ ЧЕРНЕВОГО ПОДПОЯСА САЛАИРСКОГО КРЯЖА

M. P. TISHCHENKO. POPULATION STRUCTURE OF SHRUBS IN ASPEN FORESTS OF TALL-FORB SUBZONE OF THE SALAIR RIDGE

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: tishenko@mail.nsk.ru
Поступила 04.07.2008
Окончательный вариант получен 22.10.2008

Исследован видовой состав подлеска осиновых лесов черневого подпояса Салаирского кряжа. На модельном участке осинового леса изучены биоморфологическое разнообразие и популяционная структура кустарников подлеска. Показано, что преимущественное развитие в подлеске осиновых лесов имеют вегетативно подвижные виды, для которых характерны полицентрические биоморфы и левосторонние возрастные спектры.
Ключевые слова: кустарник, жизненная форма, ценопопуляция, возрастной спектр, осиновые леса.

Черневые леса, ограниченные в своем распространении горами юга Сибири, представляют собой своеобразное и до сих пор недостаточно изученное звено растительного покрова. Уникальность этих лесов состоит в устойчивом содоминировании в древесном ярусе 2 видов — пихты и осины, но на наименее антропогенно нарушенных участках кряжа встречаются коренные чистые осиновые леса лишь с единичной примесью пихты (Ионценко, Лащинский, 1995). Другая характерная особенность черневых лесов, которую отмечали все их исследователи, — наличие сомкнутого крупнотравного яруса, оказывающего существенное влияние на структурно-динамические особенности фитоценозов (Баранов, Смирнов, 1931; Лащинский и др., 1991). Для понимания принципов организации и функционирования черневых лесов важно исследование всех их структурных компонентов, в том чис-

ле подлеска. Предыдущими исследованиями были выявлены основные закономерности формирования кустарникового яруса в смешанных осиново-пихтовых лесах Салаира (Tishchenko, 2000; Тищенко, 2001).

Цель настоящей работы — изучение видового состава подлеска чистых осиновых лесов Салаирского кряжа, биоморфологического разнообразия, плотности и популяционной структуры кустарников на модельном участке осинового леса, выяснение их ценотических позиций и механизмов устойчивости.

Материал и методика

Исследования проводились на территории Салаирского кряжа в пределах Новосибирской и Кемеровской областей. Видовой состав подлеска выявлен на основе 41 геоботанического описания осиновых лесов, выполненных по стандартным методикам (Полевая.., 1964). В основу стационарных исследований положен ценопопуляционный метод. При изучении возрастной структуры видов с полицентрическими биоморфами использовалась фитоценотическая счетная единица, при биоморфологическом анализе — морфологическая (Ценопопуляции.., 1976).

В осевой части кряжа (Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окр. пос. Которово) был выбран модельный участок крупнотравно-коротконожкового осинового леса, где заложена пробная площадь 0.25 га. Древесный ярус образован осиной с единичной примесью пихты и имеет мозаичную структуру, включая сомкнутые молодые и старые распадающиеся осиновые куртины, перемежающиеся с крупнотравными полянами. Средняя сомкнутость крон 0.3—0.4. Травяной ярус равномерный, образован крупнотравьем и коротконожкой лесной *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) Beauv., его общее проективное покрытие составляет 80 %.

На пробной площади был выявлен видовой состав кустарникового яруса и проведен сплошной пересчет всех взрослых особей и парциальных образований с указанием возрастного состояния, жизненной формы и основных морфометрических параметров (высоты, диаметра кроны, количества и диаметра скелетных осей). Учет подроста проводился на 250 площадках по 1 м^2, расположенных 10 параллельными трансектами через 4 м. При этом указывалось происхождение подроста (семенное или вегетативное), возрастное состояние и морфометрические параметры. Возрастное состояние определялось на основе диагностических признаков, выделенных нами и другими авторами при изучении онтогенеза видов (Буланая, 1985; Лащинский, Ревякина, 1986; Тищенко, 2000). Жизненные формы выделялись в соответствии с классификациями А. А. Чистяковой (1988), И. И. Истоминой и Н. Н. Богомоловой (1991). Названия видов приведены по Флоре Сибири (2003).

Результаты и обсуждение

В кустарниковом ярусе осиновых лесов черневого подпояса Салаирского кряжа было отмечено 14 видов: *Caragana arborescens* Lam. — карагана древовидная, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt — кизильник черноплодный, *Lonicera tatarica* L. — жимолость татарская, *L. xylosteum* L. — жимолость обыкновенная, *Padus avium* Mill. — черемуха обыкновенная, *Ribes atropurpureum* C. A. Mey. — смородина темно-пурпуровая, *Rosa acicularis* Lindl. — роза иглистая, *R. majalis* Herrn. — роза майская, *Rubus idaeus* L. — малина обыкновенная, *Salix caprea* L. — ива козья,

Sambucus sibirica L. — бузина сибирская, *Sorbus sibirica* Hedl. — рябина сибирская, *Spiraea media* Franz Schmidt — таволга средняя и *Viburnum opulus* L. — калина обыкновенная. 3 из этих видов — *Cotoneaster melanocarpus*, *Lonicera tatarica* и *Rosa acicularis* — встречаются только в чистых осиновых лесах и не характерны для черневых лесов с участием пихты (табл. 1). Осиновые леса с участием этих видов описаны в наиболее ксерофитных местообитаниях черневого подпояса — на крутых каменистых южных склонах. Остальные 11 видов общие для осиновых, осиново-пихтовых и пихтовых лесов, но встречаемость их разная (табл. 1). Большинство видов подлеска тяготеет к пихтовым и смешанным осиново-пихтовым лесам, и только *Caragana arborescens*, *Spiraea media* и *Rosa majalis* чаще встречаются в чистых осиновых лесах. Это связано со светолюбием перечисленных видов. Они предпочитают осиновые леса как более светлые по сравнению с пихтовыми, а в последних тяготеют к полянам и окнам. 2 вида (*Daphne mezereum* L. — волчник обыкновенный и *Ribes nigrum* L. — смородина черная) отмечены только в пихтовых и смешанных лесах.

Видовое богатство подлеска осиновых лесов составляет в среднем 5—6 видов, смешанных и пихтовых — 7—8 видов на 100 м^2. Наиболее часто в кустарниковом ярусе крупнотравных осиновых лесов встречаются *Caragana arborescens*, *Padus avium*, *Ribes atropurpureum* и *Rubus idaeus* (табл. 1).

На пробной площади в крупнотравно-коротконожковом осиновом лесу отмечено 4 вида кустарников: *Caragana arborescens*, *Padus avium*, *Ribes atropurpureum* и *Sambucus sibirica*. Последний вид встречается единично, поэтому ни спектр жизненных форм, ни возрастной состав ценопопуляции для него выявить не удалось. Биоморфологический анализ, проведенный для остальных 3 видов, показал, что наибольший полиморфизм характерен для *Padus avium* (табл. 2). У черемухи в осиновом лесу встречается 7 жизненных форм, среди которых в отличие от осиново-пихтового леса (Тищенко, 2001) преобладают древесные, а не кустарниковые биоморфы. Наиболее распространена жизненная форма куртинообразующего

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость кустарниковых видов в черневых лесах Салаира

Вид	Встречаемость в лесах, %			
	осиновых	смешанных	пихтовых	общая
Caragana arborescens	100	75	44	68
Cotoneaster melanocarpus	10	—	—	3
Daphne mezereum	—	58	31	32
Lonicera tatarica	20	—	—	5
L. xylosteum	40	100	100	84
Padus avium	70	100	100	92
Ribes atropurpureum	70	100	100	92
R. nigrum	—	8	12	8
Rosa acicularis	20	—	—	5
R. majalis	10	—	6	5
Rubus idaeus	60	92	100	87
Salix caprea	10	8	19	13
Sambucus sibirica	40	83	75	68
Sorbus sibirica	30	83	100	76
Spiraea media	50	17	38	34
Viburnum opulus	30	58	38	42

ТАБЛИЦА 2

Биоморфологическое разнообразие кустарников в осиновом лесу

Вид	Встречаемость жизненных форм, %								
	Д	ЭГК	АК	КГК	ГГК	НД	ПД	МД	КД
Caragana arborescens	25.9	18.5	3.7	48.2	3.7	—	—	—	—
Padus avium	22.2	—	9.5	11.1	—	3.2	1.6	7.9	44.5
Ribes atropurpureum	5.4	85.5	0.9	8.2	—	—	—	—	—

Примечание. Жизненные формы: Д — деревце, ЭКГ — эпигеогенно-геоксильный кустарник, АК — аэроксильный кустарник, КГК — компактный геоксильный кустарник, ГГК — гипогеогенно-геоксильный кустарник, НД — немногоствольное дерево, ПД — порослеобразующее дерево, МД — многоствольное дерево, КД — куртинообразующее дерево.

дерева. Пути образования данной жизненной формы для ряда древесных видов, в том числе черемухи, описаны Чистяковой (1988). Основной способ формирования куртинообразующего дерева у черемухи в черневых осиновых лесах Салаира — пригибание крон под действием бурелома осины и под тяжестью снега. В кронах пригнутых или даже сломленных деревьев черемухи долго сохраняются жизнеспособные почки, из которых формируются ортотропные побеги, легко укореняющиеся во влажном субстрате и образующие сложный индивид, части которого связаны между собой эпигеогенными ксилоризомами. В составе такого сложного индивида, как правило, имеется одно взрослое генеративное дерево. Остальные парциальные образования находятся на прегенеративной стадии, создавая резерв для дальнейшего развития сложного индивида. Постоянное образование эпигеогенных ксилоризомов обеспечивает высокую вегетативную подвижность черемухи. Достаточно часто встречается у черемухи жизненная форма многоствольного (более 3 стволов) дерева, реже — немногоствольного (2—3 ствола) и порослеобразующего дерева. Особи, имеющие кустарниковые жизненные формы (деревца, аэроксильного кустарника и компактного геоксильного кустарника), составляют 42.8 %.

У *Caragana arborescens* под пологом осинового леса отмечено 5 жизненных форм (табл. 2). Все они относятся к кустарниковому типу, преобладают моноцентрические биоморфы (77.8 %). Почти половина особей имеет жизненную форму компактного геоксильного кустарника. Для этой биоморфы характерно образование дочерних скелетных осей из почек, расположенных на подземной части материнской, и наличие коротких (10—20 см) гипогеогенных ксилоризомов. Имея короткую подземную часть, дочерние скелетные оси располагаются в непосредственной близости от материнской и образуют компактный куст. Довольно распространена у караганы в осиновом лесу жизненная форма эпигеогенно-геоксильного кустарника, которая образуется при полегании стволиков и их укоренении. В результате формируется полицентрическая биоморфа, состоящая из отдельных парциальных образований, удаленных друг от друга иногда на 3—4 м. Жизненная форма аэроксильного кустарника в осиновом лесу у караганы встречается редко. Для этой жизненной формы характерны компактность, отсутствие вегетативной подвижности и образование дочерних осей из надземных почек на материнской. Так же редко отмечалась жизненная форма рыхлого гипогеогенно-геоксильного кустарника с подземными ксилоризомами 0.8—1 м длиной.

Наименее полиморфным кустарником в осиновом лесу является *Ribes atropurpureum*; 85.5 % особей смородины имеют жизненную форму эпигеогенно-геоксильного кустарника. Другие жизненные формы встречаются довольно редко

(табл. 2). Следует отметить, что у смородины в осиновом лесу по сравнению с осиново-пихтовым еще больше возрастает вегетативная подвижность и зона кущения материнской оси перемещается в подземную сферу, о чем свидетельствуют сокращение доли жизненной формы аэроксильного кустарника и появление жизненной формы компактного геоксильного кустарника.

Проведенный биоморфологический анализ видов подлеска показал, что для них характерен высокий полиморфизм и преобладание рыхлых, полицентрических биоморф, обусловливающих вегетативную подвижность. Даже у караганы древовидной, в спектре которой преобладают компактные жизненные формы, 22 % особей образует длинные ксилоризомы, обеспечивая способность к возобновлению вегетативным путем при отсутствии благоприятных условий для семенного.

В табл. 3 представлены данные по плотности ценопопуляций. Общая плотность кустарников на пробной площади около 7 тыс. шт./га. Это в 3 с лишним раза меньше, чем в смешанном осиново-пихтовом лесу (Тищенко, 2001). Особенно резко снижается плотность взрослых особей — в 8 раз, вегетативного подроста — в 2 раза. Семенной подрост под пологом осинового леса отсутствует. По общей плотности ценопопуляций преобладают 2 вида: *Padus avium* и *Ribes atropurpureum*, составляя в сумме 6.8 тыс. шт./га. Доминантом кустарникового яруса выступает *Ribes atropurpureum*, имеющая наибольшую плотность взрослых особей и образующая структурную основу подлеска. Ценопопуляция *Padus avium* представлена преимущественно вегетативным подростом. Ценопопуляция *Caragana arborescens*, напротив, состоит в основном из взрослых особей, но плотность ее невысока.

Кустарники распределены по площади фитоценоза неравномерно. Их ценопопуляции представлены мозаикой трех типов локусов, приуроченных к элементам мозаики древостоя: молодым осиновым куртинам, старым осиновым куртинам и полянам. Плотность ценопопуляций кустарников в разных типах локусов не одинакова. Максимальной плотностью отличаются старые распадающиеся осиновые куртины (табл. 4). Эти элементы мозаики выделяются также наиболее высокой плотностью подроста. Бóльшая часть взрослых особей локализована на наиболее освещенных участках фитоценоза — в окнах и на полянах. В молодых осиновых куртинах с высокой сомкнутостью древостоя плотность как взрослых особей, так и подроста кустарников наименьшая. Это связано с тем, что семенному возобновлению препятствует хорошо развитый крупнотравный травостой, а вегетативное возобновление наиболее интенсивное на участках старого древостоя, где постоянно

ТАБЛИЦА 3

Плотность ценопопуляций кустарников осинового леса (шт./га)

Вид	Взрослые особи (*v*—*s*)	Вегетативный подрост (*j*—*im*)	Общая плотность
Caragana arborescens	112	40	152
Padus avium	260	3840	4100
Ribes atropurpureum	444	2320	2764
Sambucus sibirica	4	—	4
Всего	820	6200	7020

Примечание. Индексы возрастных состояний: *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *s* — сенильное.

идут буреломные процессы, способствующие образованию эпигеогенных ксилоризомов у кустарников.

Существенной характеристикой ценопопуляций, отражающей их способность к самоподдержанию и устойчивость в ценозе, является возрастная структура. Ценопопуляционный анализ, проведенный для 3 видов, показал, что возрастная структура ценопопуляций *Padus avium* и *Ribes atropurpureum* очень сходна. Для этих видов характерны ярко выраженные левосторонние возрастные спектры с максимумом на ювенильной группе (рис. 1). Участие других возрастных групп у смородины снижается последовательно и постепенно, у черемухи после имматурного возрастного состояния происходит резкий спад, доля остальных возрастных групп ничтожна. Характер возрастных спектров свидетельствует об очень интенсивном процессе вегетативного возобновления при полном отсутствии семенного. Бóльшая часть потомства не достигает взрослого состояния, тем не менее постоянное вегетативное пополнение ценопопуляций и полночленность возрастных спектров свидетельствует об устойчивости этих видов под пологом осинового леса.

В связи с пространственной неоднородностью древесного яруса возрастная структура ценопопуляций кустарников исследовалась дифференцированно, по типам локусов (рис. 2). Следует отметить, что и у смородины, и у черемухи характер возрастных спектров мало изменяется по локусам, что говорит об однородности возрастной структуры их ценопопуляций по всей площади фитоценоза. Возобновление обоих видов наиболее интенсивно идет в старых осиновых куртинах. Здесь наиболее высока доля ювенильных особей. Лучшие условия для дальнейшего развития вегетативного потомства у более светолюбивой черемухи складываются в окнах и на полянах, где в основном и локализованы взрослые особи. Смородина же как более теневыносливый вид меньше зависит от условий освещенности и способна проходить полный онтогенез и под пологом леса.

Возрастной спектр ценопопуляции караганы древовидной имеет совершенно иной характер, чем у рассмотренных выше видов (рис. 1). Он неполночленный, бимодальный с основным максимумом на средневозрастном генеративном состоянии и дополнительным на имматурном. Ювенильная и молодая генеративные группы в ценопопуляции отсутствуют. Характер спектра свидетельствует о нестабильности возобновительного процесса у данного вида и нерегулярном возникновении волн возобновления. Семенной подрост в составе ценопопуля-

ТАБЛИЦА 4

Плотность ценопопуляционных локусов кустарников осинового леса (шт./га)

Вид	Ценопопуляционные локусы					
	А		*Б*		*В*	
	взрослые	подрост	взрослые	подрост	взрослые	подрост
Caragana arborescens	32	40	40	—	40	—
Padus avium	40	680	84	2400	136	760
Ribes atropurpureum	76	280	112	1080	256	960
Sambucus sibirica	—	—	—	—	4	—
Всего	148	1000	236	3480	436	1720

Примечание. Элементы мозаики фитоценоза: *А* — молодые осиновые куртины, *Б* — старые осиновые куртины, *В* — поляны.

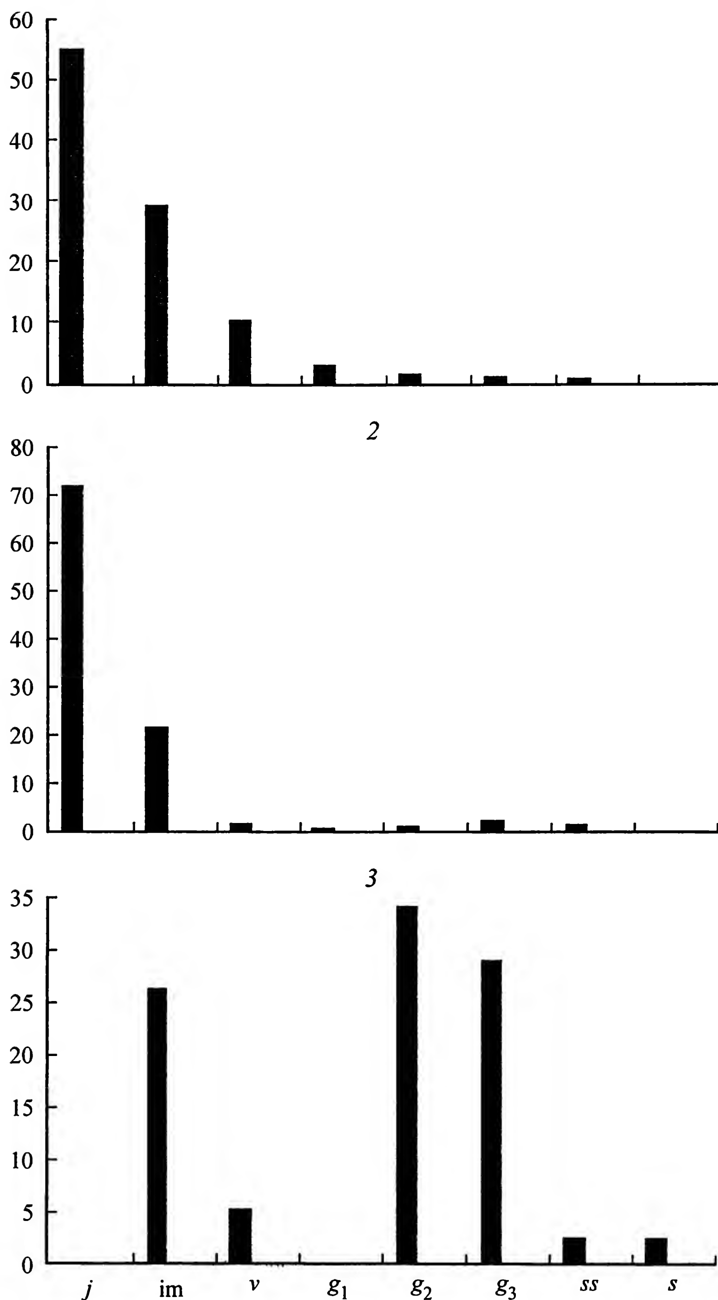


Рис. 1. Возрастные спектры ценопопуляций кустарников.

1 — ***Ribes atropurpureum***, *2* — ***Padus avium***, *3* — ***Caragana arborescens***. По оси абсцисс — возрастные состояния: *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, g_1 — молодое генеративное, g_2 — средневозрастное генеративное, g_3 — старое генеративное, *ss* — субсенильное, *s* — сенильное; по оси ординат — доля участия возрастных групп, %.

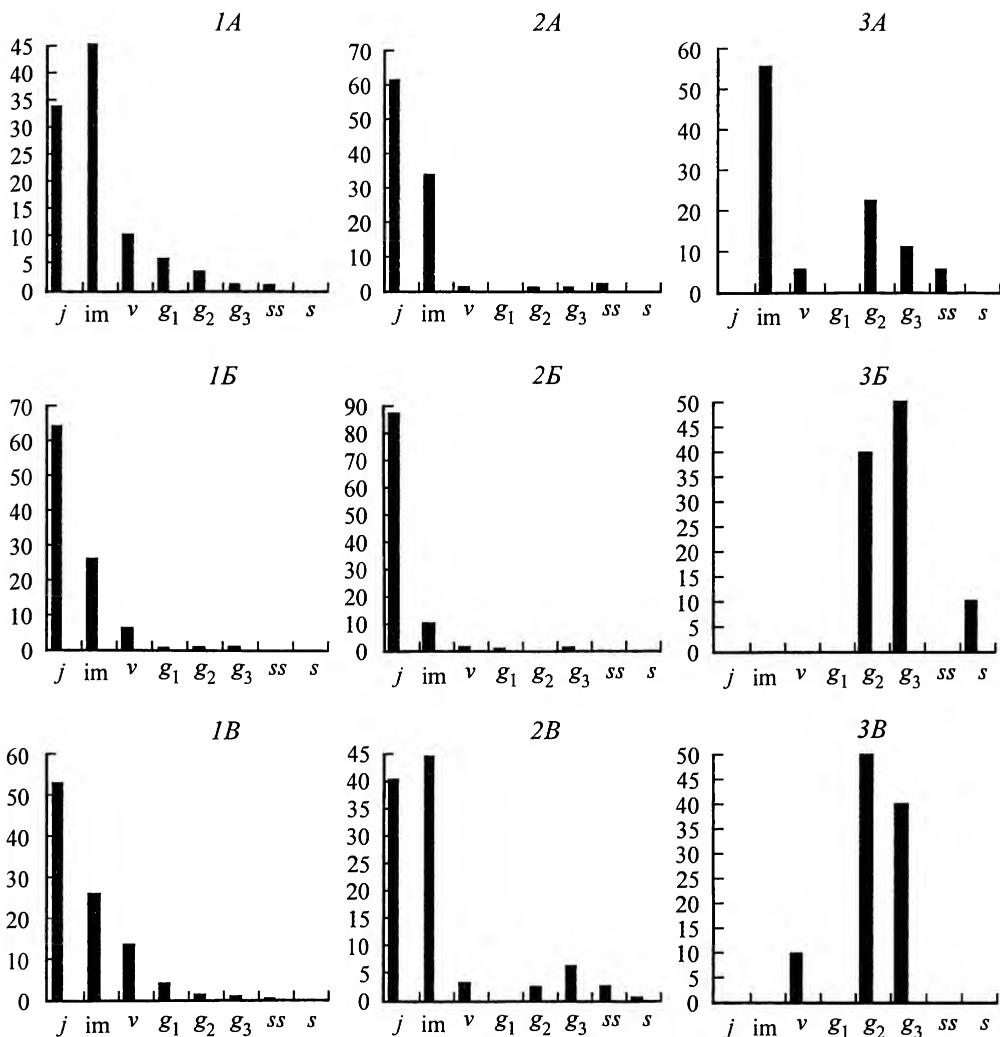


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляционных локусов кустарников.

А — в молодых сомкнутых осиновых куртинах, *Б* — в старых распадающихся осиновых куртинах, *В* — на полянах. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ции полностью отсутствует, хотя предыдущие исследования показали, что основной способ возобновления караганы древовидной — семенной (Ревякина, 1991). Вероятно, условия для семенного возобновления караганы древовидной возникают периодически в ходе циклической динамики древостоя. Непрерывность существования ценопопуляции достигается благодаря большой продолжительности жизни особей этого кустарника (Лащинский, Ревякина, 1986) и способности к возобновлению вегетативным путем. Доля вегетативного подроста в ценопопуляции караганы относительно невелика, бóльшую часть ценопопуляции составляют взрослые генеративные особи. Все вегетативное потомство сосредоточено в молодых осиновых куртинах. В старых осиновых куртинах и на полянах локализуются взрослые особи, в основном средневозрастные и старые генеративные (рис. 2).

Заключение

Обобщая результаты проведенного исследования, можно заключить, что в подлеске черневых лесов Салаира встречается 14 видов, 11 из которых общие для осиновых, пихтовых и осиново-пихтовых лесов. Видовое богатство и плотность подлеска осиновых лесов ниже, чем исследованных ранее (Тищенко, 2001) пихтовых и осиново-пихтовых. Это связано с равномерно высоким общим проективным покрытием травяного яруса и отсутствием в структуре фитоценозов участков с неразвитым травостоем, которые в лесах с доминированием пихты служат локусами семенного возобновления кустарников.

Преимущественное развитие в подлеске осиновых лесов имеют вегетативно подвижные виды. Ценопопуляции этих видов (*Padus avium* и *Ribes atropurpureum*) характеризуются пространственной однородностью. Для них характерны левосторонние возрастные спектры, мало изменяющиеся по типам локусов и свидетельствующие о поддержании устойчивости ценопопуляций путем постоянного пополнения их вегетативным потомством.

Реже в крупнотравных осиновых лесах встречаются вегетативно малоподвижные виды кустарников, для которых основным способом возобновления является семенной. На исследованной пробной площади отмечен лишь один такой вид — *Caragana arborescens*. Он имеет неполночленную ценопопуляцию и бимодальный возрастной спектр, свидетельствующий о нарушении возобновительного процесса. Карагана в осиновом лесу сохраняет устойчивость за счет лабильности жизненной формы и способа возобновления, а также большой продолжительности жизни особей, позволяющей одному поколению кустарника пережить смену эколого-ценотической обстановки в ходе возрастной циклической динамики древостоя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов В. И., Смирнов М. Н. Пихтовая тайга на предгорьях Алтая. Пермь, 1931. 96 с.

Буланая М. В. Онтоморфогенез черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) // Экологические и популяционно-генетические исследования растений. Саратов, 1985. С. 98—105.

Иощенко Е. Н., Лащинский Н. Н. мл. Динамика состава и структуры осиново-пихтовых древостоев Салаирского кряжа // Экология популяций: структура и динамика. Ч. 1. М., 1995. С. 370—376.

Истомина И. И., Богомолова Н. Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 68—78.

Лащинский Н. Н., Махатков И. Д., Лащинский Н. Н. мл. Влияние травостоя на возобновление древесных пород в черневых лесах Салаира // Лесоведение. 1991. № 1. С. 66—69.

Лащинский Н. Н., Ревякина М. П. Онтогенез караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.) на Салаире // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 125—136.

Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. 493 с.

Ревякина М. П. Стратегия жизни караганы древовидной на Салаире // Стратегия жизни видов растений в разнообразии растительного покрова. Новосибирск, 1991. С. 15—35.

Тищенко М. П. Онтогенез и жизненные формы смородины темно-пурпуровой на Салаире // Флора и растительность Алтая (Тр. Юж.-сиб. бот. сада). Барнаул, 2000. Т. 5. Вып. 1. С. 59—66.

Тищенко М. П. Биоморфология и популяционная структура кустарников черневых лесов Салаирского кряжа // Krylovia. Сиб. бот. журн. 2001. Т. 3. № 1. С. 90—103.

Флора Сибири / Под ред. Л. И. Малышева и др. Новосибирск, 2003. Т. 14. 188 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М., 1976. 217 с.

Чистякова А. А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 93—105.

Tishchenko M. P. Pecularities of shrub layer formation in tall-forb forests // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk, 2001. Vol. 4. Part. 1. P. 129—131.

SUMMARY

The species composition, biomorphological diversity and population structure of shrubs in tall-forb aspen forests of the Salair Ridge have been studied. 14 species are recorded in the shrub layer of the forests. The dominant of tree canopy does not influence essentially the species composition of shrubs, but the species diversity and the density of the shrub layer in the aspen forests is lower than in fir forests and aspen-fir forests. It is connected with a high projective cover of tall forbs in the aspen forests, and lack of sites with undeveloped herbage, unlike forests dominated by fir where they play as the loci of shrub seed reproduction. The shrub layer at the model plot of the aspen forest is composed mainly by coenopopulations of 3 species: *Ribes atropurpureum*, *Padus avium* and *Caragana arborescens*. High polymorphism and predomination of lax, polycentric biomorphs which ensure the vegetative mobility of the shrubs are characteristic of all the species. *Ribes atropurpureum* is the dominant of the shrub layer, has the greatest density of adult plants and forms the structure basis of the layer. It was determined that coenopopulations of the shrub species in aspen forests, unlike fir forests, are spatially homogeneous. The vegetatively mobile species (*Ribes atropurpureum*, *Padus avium*) have left-side age spectra scarcely changing in their loci. The character of the age spectra shows that these species are reproduced regularly by vegetative way to ensure the sustainability of coenopopulations. A little-mobile species reproduced mainly by seeds (*Caragana arborescens*) has incomplete coenopopulations and bimodal age spectra in the aspen forests. Its reproduction is disturbed, and the species maintains sustainability due to lability of its life form, of the reproduction way, and to long lifespan of plants.

УДК 581.55 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 6

© В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева, В. С. Ипатов

ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ ГЕРАНИ ЛЕСНОЙ *GERANIUM SYLVATICUM (GERANIACEAE)*

V. Ch. LEBEDEVA, M. Y. TIKHODEYEVA, V. S. IPATOV. THE ECOLOGICAL FIELD OF WOOD CRANESBILL *GERANIUM SYLVATIUM* (*GERANIACEAE*)

С.-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел. (812)328-14-72
E-mail: vsipatov@mail.ru
Поступила 07.11.2008

Проведен анализ фитогенного поля крупнотравного вида герани лесной (*Geranium sylvaticum*) на суходольных лугах о-ва Коневец (Ладожское озеро). Показано изменение условий биотопа (освещенности, температуры, влажности, кислотности, микробиологической активности почвы), а также окружающей растительности (проективного покрытия, надземной и подземной фитомассы видов и их числа) в пределах фитогенного поля герани. Проведено сравнение эдификаторного воздействия отдельных кустов и синузий герани.
Ключевые слова: фитогенное поле, эдификатор, синузия, луг, *Geranium sylvaticum*.

Понятие «фитогенное поле» является весьма удобным при выработке подходов и интерпретации получаемых результатов в ходе изучения взаимодействий в растительных сообществах, при описании пространственной и временно́й неоднородности растительного покрова в случаях, когда это вызвано самой растительностью. Это понятие было введено А. А. Урановым (1965) и изначально трактовалось как пространство, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые растением. В дальнейшем это определение было им же дополнено (Уранов, 1968) внесением поправки, в которой он подчеркнул влияние растения на состав и структуру окружающей растительности. Многочисленные практические и теоретические разработки этого вопроса побудили исследователей к формулировке различных трактовок понятия «фитогенного поля». Нам представляется разумным фи-

тоценологическое определение В. А. Демьянова (1996): «фитогенное поле — это пространство, в пределах которого особь вида оказывает ценотическое влияние на другие растения, т. е. производит такое изменение экологических условий, которое ... влечет за собой изменение состава и обилия окружающих растений». Следует отметить, что большинство исследований касались изучения фитогенных полей древесных растений (Лащинский, 1975; Котов, 1983; Самойлов, 1983; Маслов, 1986; Крышень, 1998; Ипатов, Кирикова, 2001; Ашик, Тиходеева, 2006; Ипатов, 2007; Garcia-Moya, McKell, 1970; Lamont, 1985; Beniamino et al., 1991; Moro et al., 1997; Brooks, 2003; Garsia, Obeso, 2003; Valiente-Banuet, Verdu, 2007; Zhao et al., 2007). Деревья и кустарники длительное время произрастают на одном месте, достигают внушительных размеров и, как следствие, создают вокруг себя стабильные фитогенные поля, в пределах которых значительным образом преобразуют окружающую среду, определяют видовой состав и обилие растений нижних ярусов. Работ по исследованию фитогенных полей травянистых растений значительно меньше, и на это есть объективные причины: продолжительность жизни травянистого растения несопоставимо ниже, размеры намного меньше, к тому же большинство трав вегетативно подвижны, и поэтому, даже если возраст особи исчисляется десятилетиями, размножаясь вегетативно и образуя клоны, она «расползается» внутри фитоценоза, постоянно меняя местоположение вегетирующих обегов. Одной из первых задач, которая ставится перед исследователем, собравшемся изучать фитогенные поля трав, является выбор объекта. Следует определиться с тем, на каком уровне организации находится исследуемый объект — это отдельная особь, синузия, образованная побегами одной особи, синузия из нескольких особей одного вида или, наконец, блок однотипно трансформирующих среду видов (Куркин, 1998). Это могут быть многолетние виды-эдификаторы, например злаки, определяющие состояние травяного растительного сообщества в целом, — *Stipa pennata, Deschampsia caespitosa, Festuca ovina, F. beckeri* (Уранов, Михайлова, 1974; Заугольнова, Михайлова, 1978; Галанин и др., 1979; Самойлов, 1980) или крупнотравье, развивающееся отдельными особями или четко очерченными клонами, например *Filipendula ulmaria*, *Trifolium montanum, Verbascum lychnitis, Cirsium arvense* и *C. setosum* в степях, на лугах и залежах (Миркин и др., 1967; Галанин, 1980; Злотникова, Пожванов, 2007; Ипатов и др., 1989, 2007). Оценка воздействия эдификатора должна охватывать как наземную, так и подземную сферу. В подземной сфере это воздействие, прежде всего, проявляется в задернении и в наибольшей степени характерно для злаковидных форм (злаковые, осоковые, ситниковые): их мочковатые, обильно ветвящиеся и медленно разлагающиеся корни приводят к уплотнению почвы (Работнов, 1962, 1972, 1992; Куркин, 1966, 1968). Виды лугового разнотравья, по мнению А. П. Шенникова (1964), «никогда не задерняют почву», поскольку имеют относительно слабоветвящиеся корни и корневища. Зато в наземной сфере, где основное влияние проявляется в затенении, воздействие со стороны крупнотравья с их широкими горизонтально расположенными листьями проявляется с наибольшей мощностью по сравнению с линейными и вертикально направленными листьями злаковидных. Другой важной составляющей воздействия со стороны трав-эдификаторов является накопление ветоши и опада. И здесь вновь лидируют злаковидные: именно они формируют обильную ветошь на лугах, в то время как виды крупнотравья ее почти не образуют, а производимый ими опад, как правило, быстро разлагается. Исходя из всего вышесказанного, именно плотнодерновинные злаки, формирующие мощную дернину, стали первыми и наиболее яркими объектами изучения фитогенных полей трав. Фитогенные поля видов крупнотравья оставались малоизученными. К тому же для оценки степени воздействия

фитогенных полей на окружающую растительность чаще использовались такие показатели, как встречаемость видов, или численность, и возрастные состояния отдельных индикаторных видов — фитометров (Галанин, 1980; Уранов, Михайлова, 1974; Заугольнова, Михайлова, 1978), тогда как геоботанические описания с учетом обилия всех видов проводились реже (Миркин и др., 1967; Самойлов, 1980; Ипатов и др., 2007). Количественная оценка изменения условий среды в фитогенном поле трав, состоящая в трансформации светового и гидротермического режимов, также проводилась далеко не во всех работах. В дополнение и развитие предыдущих исследований мы в представляемой работе в качестве объекта выбрали широко распространенный на Северо-Западе России крупнотравный вид — герань лесную и поставили себе целью проанализировать ее фитогенное поле. В основные задачи работы входило определение факторов биотопа, трансформируемых геранью, реакция сопутствующих видов на эти изменения, а также сравнение силы воздействия отдельных кустов герани и ее синузий.

Материал и методика

Описания растительности проводились на суходольных лугах о-ва Коневец (Ладожское озеро), на которых в разных местах и сочетаниях произрастали *Alopecurus pratensis, Galium boreale* (нередко образующие пятна с высоким покрытием 50—90 %), а также *Helictotrichon pubescens, Festuca rubra, Agrostis vulgaris, Stellaria holostea, Alchemilla vulgaris, Achillea millefolium, Lathyrus pratensis, Trifolium medium* и др. Почвы на исследованных лугах песчаные, с незначительным гумусовым горизонтом. Луга окружены лесными сообществами из елей, берез, осин, ольхи и ивы. Ранее луга были косимы, но в последние 15 лет регулярное сенокошение на них не проводится.

При описании кустов герани и ее синузий измерялись их высота и диаметр, закладывались площадки 15 × 15 см с указанием проективного покрытия видов от центра куста к фону по следующим зонам: крона, край кроны, фон с края и фон. Для изучения горизонтального и вертикального распределения фитомассы видов срезались укосы с площадок 0.1 $м^2$ по зонам, укосы разбирались по видам, разрезались по высоте на фрагменты по 10 см и взвешивались в сыром виде (38 укосов). Помимо изучения надземной фитомассы проводилось исследование массы подземных органов растений: вырезались почвенные блоки с ребром 15 см в разных зонах влияния герани, корни отмывались от почвы, разделялись по принципу «корни герани» — «корни остальных видов», подсушивались и взвешивались. Также были выкопаны и взвешены модельные особи герани.

Для оценки степени влияния герани произведено измерение параметров биотопа в фитогенном поле герани и для контроля — вне его на фоне. Температура и влажность припочвенного слоя воздуха, ветоши и почвы на глубине 5 см измерялись при помощи лазерного термометра и термогигрометра. Оценка освещенности проводилась через определение сквозистости травяного полога по фотографиям, сделанным цифровым фотоаппаратом, направленным в зенит и расположенным на поверхности почвы. Также было определено количество проникающих осадков (с помощью мерных стаканов), измерена кислотность почвы с использованием портативного pH-метра. Для оценки микробиологической активности почвы были заложены пленки с временем экспозиции в почве 1, 3 и 4 дня.

В ходе обработки собранных материалов использованы корреляционный, дисперсионный и регрессионный анализы.

Результаты и обсуждение

Несколько слов о главном действующем лице нашего исследования. Герань лесная — многолетнее травянистое растение с фиолетово-розовыми цветами, толстым коротким прямо или косо направленным корневищем. Для нее характерна длительная вегетация, связанная с формированием двух генераций листьев (весной и после плодоношения), продолжительность жизни отдельных кустов составляет более 10 лет. Встречается герань на лесных полянах, опушках, лугах и в зарослях кустарников, образуя довольно крупные кусты (около полуметра и более в высоту и по диаметру), а также формирует достаточно плотные синузии из десятков особей. Измерение надземной и подземной фитомассы модельных гераней показало, что крупная особь (60 см выс.) формирует превосходящую по весу подземную массу корней, заполняющую почти все пространство под кустами (отношение надземной массы к подземной равно 0.88 (73/83 г). Молодые же особи (40 см выс.) только идут по этому пути, сосредотачивая основную массу в надземной части (1.13 (9/8 г) соответственно). Сравнение параметров кустов и синузий герани показало, что, хотя проективное покрытие везде одинаково высоко, в синузиях герань достигает большей высоты и накапливает значительно больше надземной фитомассы и массы корней (табл. 1).

Высокие значения проективного покрытия, большая масса надземных и подземных органов предполагают высокую эдификаторную роль герани как на земле, так и под землей. Проявляется ли она и в чем? Оказалось, что да. Так, измерения условий среды под пологом герани и фоновых видов показало, что на поверхности листьев герани и под кустами достоверно ниже освещенность (сквозистость травяного полога), температура, влажность поверхностного слоя, ветоши и почвы на глубине 5 см, количество проникающих осадков, кислотность и микробиологическая активность почвы (табл. 2). Таким образом, под геранью темнее, прохладнее, суше и, очевидно, в связи с этим ниже активность почвенной микро- и микофлоры.

Каким же образом отразилось это изменение биотопа на растительности? Результаты исследования показали снижение обилия (проективного покрытия, фитомассы) сопутствующих видов в кроне герани. Обнаружено снижение надземной и подземной фитомассы других видов в кроновой зоне герани по сравнению с фоном более чем в 2 раза (для надземной фитомассы: крона — 42, фон — 103 г/0.1м^2; для корней: 6 и 14 г/дм^3 соответственно). По данным корреляционного и дисперсионного анализов показано негативное влияние герани на сумму покрытий других видов, злаков и разнотравья, целый ряд отдельных видов (*Alopecurus pratensis*, *Agrostis vulgaris, Galium boreale, Veronica chamaedrys, Achillea millefolium, Stellaria holostea),* а также на число видов на площадке (табл. 3). Для 17 видов из 41 обнаружено достоверное отрицательное влияние герани, хотя большинство видов встречается во всех зонах и только 6 из них не встречаются в кроне герани: это чисто луговые или более влаголюбивые виды (*Stellaria graminea, Rinanthus minor, Pimpi-*

ТАБЛИЦА 1

Характеристика кустов и синузий герани

	Проективное покрытие, %	Высота (min—max), см	Диаметр (min—max), см	Надземная фитомасса (сырая), г/0.1 м^2	Фитомасса корней, г/дм^3
Кусты	93	56 (40—65)	45 (30—80)	155	5
Синузии	95	70	150 (100—200)	230	19

ТАБЛИЦА 2

Изменение условий биотопа в кроне герани

Показатели	Крона герани	Фон
Сквозистость, %	18 ± 3.0	67 ± 3.5
Температура полога, °С	16.3 ± 0.34	17.5 ± 0.37
Температура под пологом, °С	15.3 ± 0.24	16.3 ± 0.20
Количество проникающих осадков, мл	5 ± 0.9	11 ± 1.0
Влажность, %		
под пологом	85 ± 0.6	91 ± 1.1
ветошь	88 ± 1.1	92 ± 0.6
почва (глубина 5 см)	78 ± 1.6	83 ± 0.9
pH почвы	6.8	6.3
Микробиологическая активность почвы (% съеденной пленки)		
1 день экспозиции	2 ± 0.7	15 ± 1.8
3 дня экспозиции	16 ± 2.2	23 ± 2.0
4 дня экспозиции	37 ± 5.3	65 ± 3.1

nella saxifraga, Plantago lanceolata, Cirsium heterophyllum, Geum rivale). Для видов, исчезающих в кроне герани, тип взаимодействия с ней будет определяться как изживание — элиминация (Ипатов, Кирикова, 2000). В дисперсионном комплексе в качестве влияющего фактора использовалось проективное покрытие герани (фактор 1A), а также положение относительно кроны герани (фон — покрытие герани 0—1 %, фон с края — 5—10, край кроны — 25—70, крона — 75—100 %) (фактор 2A). По данным таблицы 3 видно, что покрытие герани как фактор выявляет больше достоверных связей с более высокими значениями квадратов корреляционных отношений. Если же попытаться снять влияние других доминирующих видов (из исходных данных удалить площадки, где покрытие *Alopecurus pratensis* и *Galium boreale* больше или равно 50 %), то сила влияния герани еще больше повысится (табл. 3, фактор 1B). Ранее подобные результаты были получены при изучении

ТАБЛИЦА 3

Средние проективные покрытия видов, встречаемость, значения квадратов корреляционных отношений (η^2) влияния герани и значения коэффициентов корреляции Пирсона (r)

Площадки	Среднее ПП	Встречаемость	Фактор 1 (покрытие герани)				Фактор 2 (зона)	
			A		B		A	
Показатель			η^2	r	η^2	r	η^2	r
Alopecurus pratensis	16.1	75	**(−) 0.27**	**−0.47**	**0.27**	**−0.46**	(−) 0.24	**−0.48**
Helictotrichon pubescens	2.2	32	**(+−) 0.26**	−0.09	**0.31**	−0.15	(+−) 0.01	−0.09
Dactylis glomerata	3.1	26	(+−) 0.11	−0.12	0.09	−0.15	(−) 0.03	**−0.17**
Poa pratensis	3.1	58	0.09	−0.08	0.09	−0.05	(+−) 0.02	−0.04
Festuca rubra	3.9	51	**(+−) 0.23**	−0.07	**0.28**	−0.13	0.01	−0.07
Avenella flexuosa	0.2	3	0.03	−0.07	0.04	−0.10	0.00	−0.06
Agrostis vulgaris	6.6	60	**(−) *0.13***	**−0.16**	**0.20**	−0.22	**(−) *0.04***	**−0.19**
Galium boreale	15.6	71	**(−) *0.13***	**−0.30**	0.15	−0.23	**(+−) 0.11**	**−0.26**
G. mollugo	0.8	7	0.04	−0.02	0.05	−0.05	0.01	−0.04
Trifolium medium	2.7	14	(+−) 0.06	−0.08	0.07	−0.12	(+−) 0.02	−0.02

Площадки	Среднее ПП	Встречаемость	Фактор 1 (покрытие герани)				Фактор 2 (зона)	
			A		B		A	
Показатель			η^2	*r*	η^2	*r*	η^2	*r*
Ptarmica vulgaris	0.6	7	(+−) 0.03	−0.02	0.04	−0.01	(+−) 0.03	−0.03
Centaurea jacea	2.1	15	(−) 0.10	**−0.18**	0.12	**−0.22**	***(−) 0.04***	**−0.18**
Lathyrus pratensis	3.0	22	**(+−) 0.17**	−0.12	**0.25**	**−0.17**	(+−) 0.02	−0.09
Veronica chamaedrys	2.7	34	**(−) 0.15**	**−0.20**	**0.19**	**−0.21**	**(−) 0.04**	**−0.18**
Stellaria holostea	6.2	41	(−) 0.08	**−0.20**	0.08	**−0.19**	**(−) 0.06**	**−0.22**
Achillea millefolium	3.0	28	(−) 0.09	**−0.25**	0.12	**−0.29**	**(−) 0.07**	**−0.25**
Melampyrum pratense	0.8	8	0.06	−0.10	0.12	**−0.18**	0.02	**−0.15**
Alchemilla vulgaris	4.2	16	**(+−) 0.23**	**−0.20**	0.25	**−0.26**	**(+−) 0.04**	**−0.19**
Ranunculus acris	0.9	15	**(+−) 0.34**	−0.14	0.39	**−0.18**	(−) 0.02	−0.10
Pimpinella saxifraga	1.8	12	(−) 0.03	**−0.17**	0.04	**−0.18**	(−) 0.03	**−0.16**
Vicia cracca	0.9	8	0.11	−0.06	0.14	−0.08	0.01	−0.03
V. sepium	0.9	5	**(+−) 0.17**	−0.05	**0.29**	−0.09	0.01	−0.02
Rumex acetosa	0.4	6	0.11	−0.10	0.13	−0.13	0.02	−0.13
Taraxacum officinale	0.4	4	0.08	−0.01	0.10	−0.02	0.00	0.00
Hypericum perforatum	1.0	9	**(+−) 0.17**	−0.11	**0.17**	−0.14	0.01	−0.12
Aegopodium podagraria	0.6	3	0.02	−0.10	0.03	−0.13	0.01	−0.10
Potentilla erecta	0.5	5	0.02	−0.09	0.03	−0.12	0.01	−0.08
Anthriscus sylvestris	1.6	10	**(+−) 0.29**	−0.09	**0.38**	−0.10	(+−) 0.02	−0.05
Equisetum arvense	0.3	4	0.02	0.00	0.02	−0.01	0.01	0.01
Knautia arvensis	0.8	7	0.03	−0.09	0.03	−0.07	0.02	−0.07
Rhinanthus minor	0.2	4	0.04	−0.12	0.06	−0.14	0.03	**−0.16**
Plantago lanceolata	0.1	1	0.01	−0.08	0.02	−0.10	0.01	0.08
Cirsium heterophyllum	0.2	2	0.02	−0.11	0.02	−0.11	0.01	0.09
Geum rivale	0.5	2	0.05	−0.09	0.05	−0.11	0.01	0.11
Совокупность видов			**0.15**		**0.17**		**0.08**	—
Сумма ПП злаков			**(−) 0.42**	**−0.59**			**(−) 0.38**	**−0.62**
разнотравья			**(+−) 0.46**	**−0.64**			**(+−) 0.40**	**−0.58**
видов			**(−) 0.67**	**−0.80**			**(−) 0.63**	**−0.76**
Число видов/пл.	6.8		**(+−) 0.27**	**−0.43**	**0.34**	**−0.50**	**(−) 0.18**	**−0.41**

Примечание: ПП — проективное покрытие; в дисперсионном комплексе: влияющий фактор 1 — ПП герани, фактор 2 — зоны относительно кроны герани (крона, край кроны, фон с края, фон); значения η^2, достоверные на уровне значимости 0.95, выделены жирным шрифтом, на уровне 0.90 — жирным курсивом; знак связи (в скобках) устанавливался по знаку *r* (достоверного на уровне значимости 0.95) и по характеру наклона эмпирической линии регрессии; A — вся выборка, B — исключая площадки, где покрытие *Alopecurus pratensis* и *Galium boreale* больше или равно 50 %.

влияния *Filipendula ulmaria* на сопутствующие виды (Ипатов и др., 2007). В количественном виде достоверное снижение суммарного покрытия видов, злаков и разнотравья в зоне влияния герани приведено на рис. 1 (для злаков достоверно различаются все зоны, для разнотравья и суммы проективных покрытий — фон с края и фон не различаются). Среднее число видов (на площадке 15×15 см) в кроне герани (5.3) также достоверно ниже, чем на фоне (7.7). Оценка экотопа по экологическим шкалам по влажности, богатству и освещенности (Цыганов, 1976) не показала различий условий в кроне герани и на фоне, что связано с достаточной широтой экологических амплитуд луговых растений. Но все же мы наблюдаем в меньшей степени качественные и в большей степени количественные изменения окружающей герань растительности.

Что касается знаков связей, установленных по знакам коэффициентов корреляции и наклонам эмпирических линий регрессии, то ряд видов дает чисто отрицательную связь. В основном это наиболее обильные и чаще крупные виды, такие как *Alopecurus pratensis, Galium boreale, Centaurea jacea, Stellaria holostea, Achillea millefolium* (тип взаимодействия с геранью здесь — изживание — ограничение, поскольку полностью в кроне герани эти виды не исчезают). Другие линии идут ровно, падая только в кроновой зоне (это мелкие виды — *Agrostis vulgaris, Veronica chamaedrys*). Но чаще всего они носят куполообразный характер, образуя пики в зонах края кроны и фона с края (тип взаимодействия — адаптация): *Helictotrichon pubescens, Festuca rubra, Trifolium medium, Lathyrus pratensis, Alchemilla vulgaris, Ranunculus acris, Vicia sepium, Anthriscus sylvestris,* разнотравье в целом, число видов на площадке (подчеркнуты виды и показатели, средние которых на уровне значимости 0.95 достоверно выше в указанных зонах) (табл. 3, рис. 2).

Некоторую специфичность краевой фоновой зоны подтверждают и данные по нормированным по фону значениям средних покрытий видов. Подсчет их проводился по следующей формуле: ППз – ППф/ППф, где ППз — проективное покрытие вида в зоне, ППф — покрытие вида на фоне (нулевые значения здесь не учитывались, расчеты проводились для каждого куста отдельно). Это позволило перейти от абсолютных значений к относительным, суммировать, усреднять и сравнивать данные. Положительные значения при этом означают, что покрытие в зоне выше фона, отрицательные — ниже (табл. 4). Анализируя данные таблиц, мы видим, во-первых, какова фитоценотическая «мощность» герани по отношению к фону. Во-вторых, что для большинства крупных луговых видов условия в кроне герани неблагоприятны (наиболее выражено для *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata, Centaurea jacea, Achillea millefolium*, *Ranunculus acris* и др.). В-третьих, что для ряда мелких злаков условия в зоне влияния герани не так уж и плохи (*Poa pratensis, Festuca rubra, Agrostis vulgaris*), очевидно, этим склонным к патиентности злакам, привычно расти под пологом других видов. И наконец, в-четвертых, зона «фон с края» выделяется повышенным обилием большинства видов (наиболее заметно для *Galium boreale* и, как было обнаружено ранее, для лиан *Lathyrus pratensis, Vicia sepium* и др.). Средние значения по всем видам показывают снижение покрытия относительно фона в кроновой зоне и превышение — на фоне с края. Причины более обильного развития видов вокруг кустов герани (по покрытиям и по числу) не очень понятны: либо это создание благоприятных условий, например для видов лиан (*Lathyrus pratensis* и *Vicia sepium*) — больше открытого пространства для роста, для более влаголюбивого *Anthriscus sylvestris* — притенение от куста герани. Либо, наоборот, сказывается снятие негативного воздействия герани, или же отражается общая мозаичность растительности на лугу (в частности, невысокое здесь обилие другого доминирующего вида — *Alopecurus pratensis,* начинающего набирать силу на фоне). Подобные явления наблюдали и другие авторы: так описаны кольцевые зоны лишайников вокруг *Festuca ovina*, однолетней *Bassia sedoides* и всходов *Festuca beckeri* вокруг дерновин *Stipa pennata* (в обоих случаях за счет снижения температуры и увеличения влажности), кольца злаков вокруг пятен *Trifolium montanum*, пояса *Elytrigia repens* и *Poa angustifolia* вокруг *Deschampsia caespitosa* (Миркин и др., 1967; Уранов, Михайлова, 1974; Галанин и др., 1979; Заугольнова, Михайлова, 1978; Самойлов, 1980). Таким образом, зональные изменения растительности в пределах фитогенных полей трав — распространенное и закономерное явление.

Сравнение влияния отдельных кустов герани и ее синузий показало, что суммарное покрытие в них сопутствующих видов отличается мало (за исключением фона с края) (рис. 3, *А*). Тогда как число видов и особенно надземная и подземная

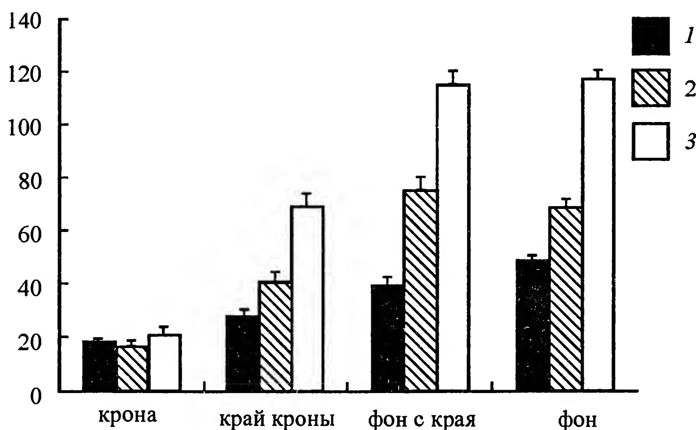


Рис. 1. Влияние герани на сумму покрытий видов.

Сумма покрытий: *1* — злаков, *2* — разнотравья, *3* — видов. По оси абсцисс — зоны относительно кроны герани; по оси ординат — среднее проективное покрытие, %. Линиями нанесены ошибки средних.

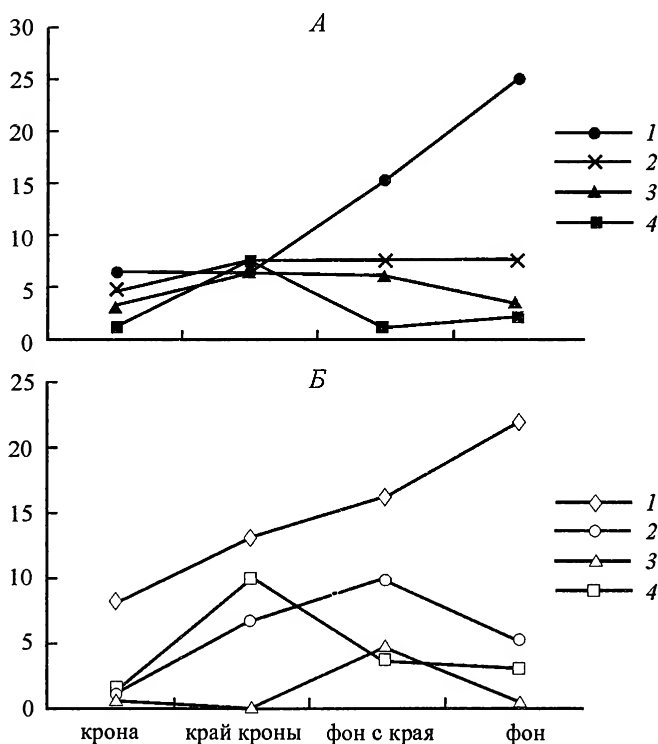


Рис. 2. Влияние герани на покрытие некоторых видов.

А: *1* — *Alopecurus pratensis*, *2* — *Agrostis vulgaris*, *3* — *Festuca rubra*, *4* — *Helictotrichon pubescens*. *Б*: *1* — *Galium boreale*, *2* — *Alchemilla vulgaris*, *3* — *Lathyrus pratensis*, *4* — *Vicia sepium*. По оси абсцисс — зоны относительно кроны герани; по оси ординат — среднее проективное покрытие, %.

ТАБЛИЦА 4

Нормированные по фону значения средних покрытий видов по зонам относительно кроны герани

Виды	ППк–ППф/ППф	ППкк–ППф/ППф	ППфк–ППф/ППф
Geranium sylvaticum	**144.0**	**39.5**	**5.5**
Alopecurus pratensis	−0.8	−0.6	**0.04**
Helictotrichon pubescens	−0.5	−0.3	−0.3
Dactylis glomerata	−0.9	−0.7	**0.7**
Poa pratensis	**0.07**	−0.2	−0.03
Festuca rubra	**0.2**	**0.5**	**0.2**
Agrostis vulgaris	**0.1**	**0.5**	**0.05**
Galium boreale	−0.7	**0.08**	**1.5**
Trifolium medium	−0.02	−0.01	**0.3**
Centaurea jacea	−1.0	−0.3	−0.6
Lathyrus pratensis	−0.3	**0.7**	**1.5**
Veronica chamaedrys	−0.8	−0.4	**0.6**
Stellaria holostea	−0.2	−0.02	**0.4**
Achillea millefolium	−0.9	−0.7	**0.5**
Alchemilla vulgaris	−0.9	−0.8	−0.4
Ranunculus acris	−1.5	−0.4	−0.4
Vicia sepium	−0.2	−1.0	**3.5**
Hypericum perforatum	−0.7	−0.3	−0.6
Anthriscus sylvestris	−0.9	−0.2	**0.1**
Среднее	−0.5	−0.2	**0.4**

Примечание. ПП — проективное покрытие, к — крона, кк — край кроны, фк — фон с края, ф — фон; положительные значения (превышение фона) выделены жирным шрифтом.

фитомасса иных видов в синузиях герани значительно ниже, чем в отдельных ее кустах (рис. 3, *Б*; 4). Пространственное исключение многочисленными побегами и многолетними корнями герани препятствует развитию злаков и других видов. Интересно, что на краю синузий ярче проявляется эффект зоны «фон с края» — всплеск обилия видов (по покрытиям и числу видов). Здесь также проявляется влияние ценотического окружения: если вокруг кустов число видов растет плавно, то вокруг синузий оно падает на фоне (сказывается большее обилие здесь *Alopecurus pratensis*). Более сильное эдификаторное воздействие синузий обусловлено большей площадью, высотой и временем воздействия, количеством надземной и подземной биомассы. Кстати, возможно, что более высокое обилие герани внутри своих синузий по сравнению с отдельными ее кустами на лугу обусловлено самоблагоприятствованием особей герани друг другу при совместном произрастании.

Изучение распределения фитомассы видов по высоте показало, что в кроне герани по сравнению с фоном происходит снижение общей фитомассы злаков, массы фотосинтезирующих листьев, сосредоточенных в нижней части кроны, а также снижение генеративной функции (исчезает пик соцветий в верхней части кроны) (рис. 5, 7). Еще сильнее выражено угнетение злаков в синузии герани: проявляется оно как в дальнейшем снижении фитомассы, так и в уменьшении высоты растений (рис. 6). Таким образом, если на фоне злаки господствуют и по горизонтали, и по вертикали, то в синузии герани они выживают при интенсивном угнетении. Разнотравье несколько по-иному реагирует на воздействие герани: в кустах герани и на фоне значение общей фитомассы сходно, но характер распределения ее по высоте (условно назовем ее «формой кроны») иной: в кустах герани происходит вытягива-

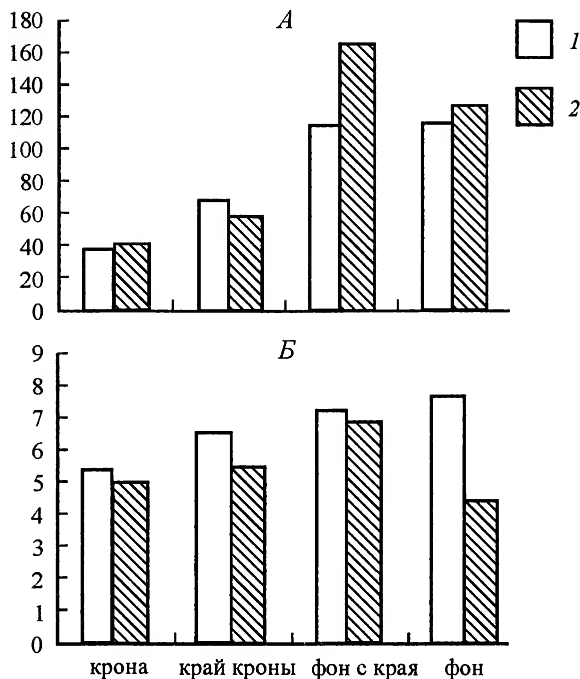


Рис. 3. Влияние кустов и синузий герани на суммарное проективное покрытие (*А*) и число видов (*Б*).
1 — кусты герани, *2* — синузии герани. *А* — среднее суммарное проективное покрытие видов. По оси абсцисс — зоны относительно кроны герани; по оси ординат — проективное покрытие, %. *Б* — среднее число видов. По оси абсцисс — зоны относительно кроны герани, по оси ординат — число видов / пл.

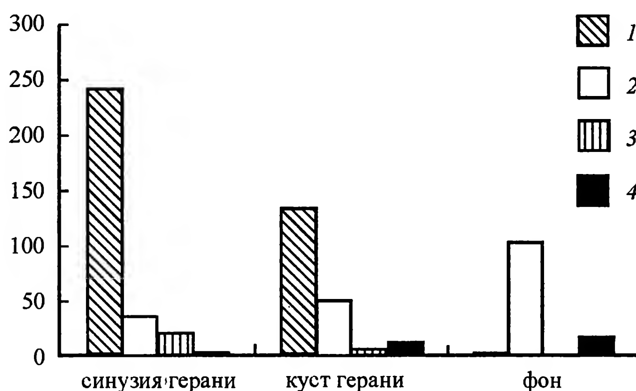


Рис. 4. Распределение надземной и подземной фитомассы видов в кустах, синузиях герани и на фоне.
Надземная фитомасса: *1* — герани, *2* — других видов. Корни: *3* — герани, *4* — других видов. По оси абсцисс — положение. По оси ординат: для надземной фитомассы — г/0.1 м^2, для корней — г/дм^3.

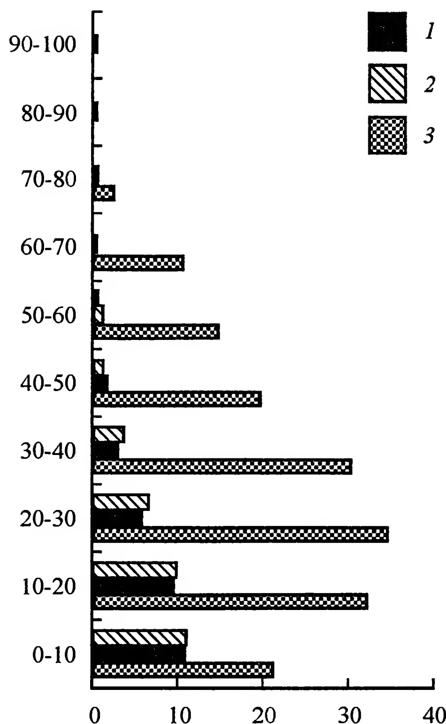


Рис. 5. Распределение фитомассы видов по высоте в кустах герани.

1 — злаки, *2* — разнотравье, *3* — герань. По оси абсцисс — средняя фитомасса, г/пл.; по оси ординат — высота, см.

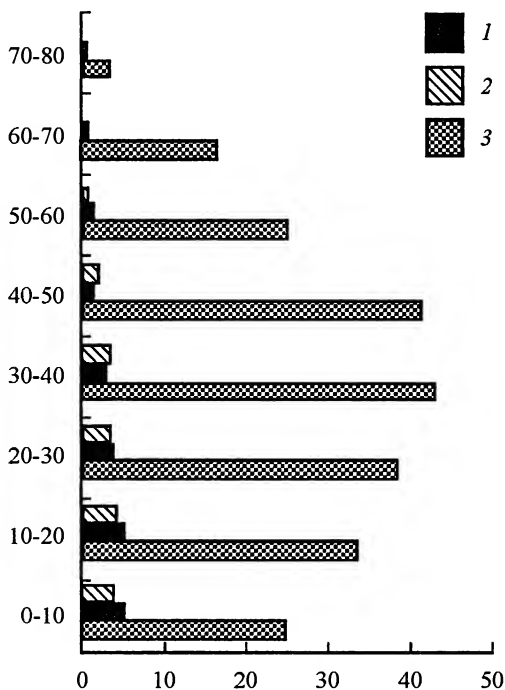


Рис. 6. Распределение фитомассы видов по высоте в синузии герани.

Условные обозначения те же, что на рис. 5.

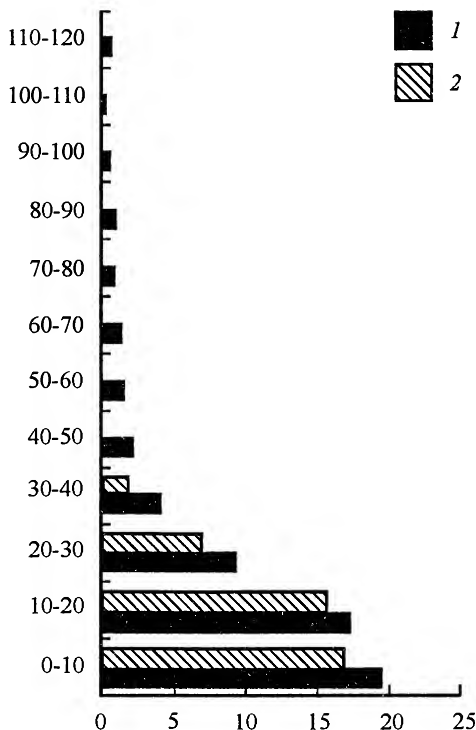


Рис. 7. Распределение фитомассы злаков и разнотравья по высоте на фоне. Условные обозначения те же, что на рис. 5.

ние «кроны» вверх. В синузии же герани этот процесс идет еще дальше: и фитомасса снижается, и «форма кроны» меняется: увеличивается высота, исчезает пик в нижней части, «крона» как бы вытягивается в столбик (рис. 6). Так, если на фоне происходит захват территории по горизонтали, то в синузии происходит освоение пространства по вертикали на фоне угнетения. Сходные закономерности показаны и на отдельных представителях злаков и разнотравья (*Alopecurus pratensis* и *Galium boreale*) (рис. 8). По К. А. Куркину (1998) такой тип взаимоотношений относится к конкурентному исключению затенением, механизм которого заключается в этиляционном израстании затеняемых видов. Любопытна также комплементарность «крон» герани и других видов: пики фитомассы нижних листьев злаков и разнотравья приходятся на провалы в фитомассе кроне герани (до 20 см) (рис. 5, 6). Таким образом, иным видам приходится «втискиваться» в оставшееся от герани свободное пространство. На фоне же злаки и разнотравье не комплементарны друг другу: сосуществуют, не подавляя фотосинетически важные пики нижних листьев (и у тех и у других максимумы фитомассы находятся в приземном слое в 20 см) (рис. 7). Итак, в кроне герани происходит угнетение сопутствующих видов через снижение их высоты, фотосинтезирующей массы, изменение распределения фитомассы по высоте, подавление их генеративной функции.

Таким образом, в пределах кроны герани и ее ближайшего окружения происходит изменение условий среды, некоторые изменения в количественном и качественном соотношении видов, так что наличие у герани фитогенного поля, хотя и не очень сильного, мы можем констатировать. Механизмами воздействия фитогенного поля герани на состав и обилие сопутствующих видов растений может быть

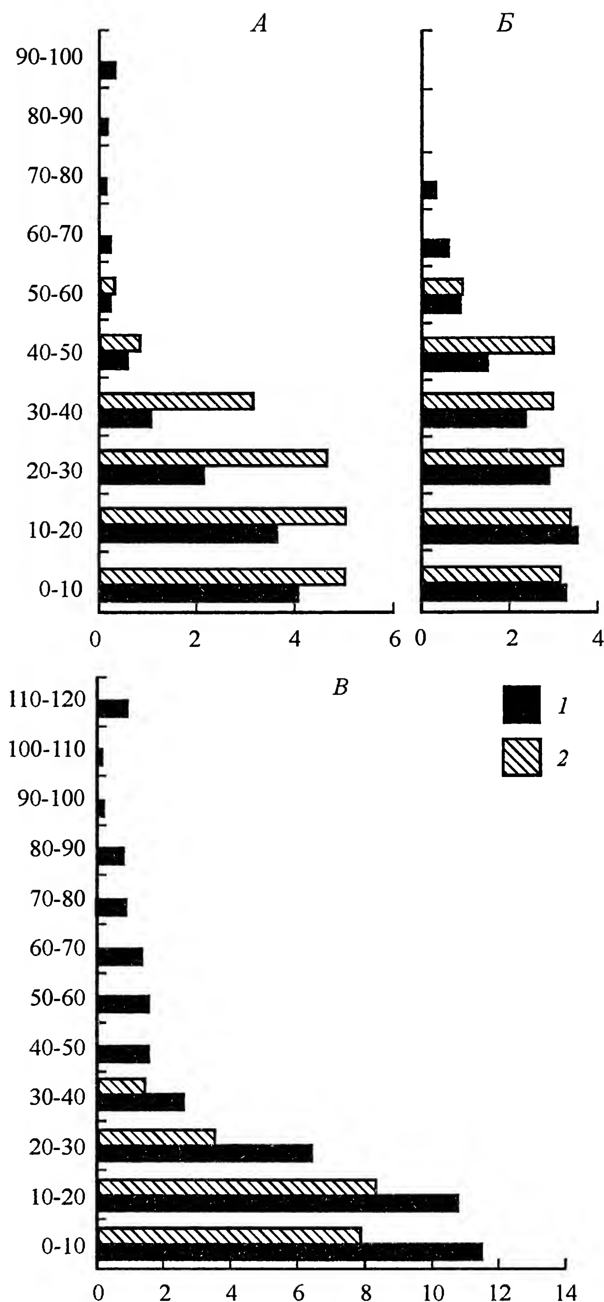


Рис. 8. Фитомасса *Alopecurus pratensis* (*1*) и *Galium boreale* (*2*) в кроне кустов и синузий герани и на фоне.

А — кусты герани, *Б* — синузии герани, *В* — фон. По оси абсцисс — средняя фитомасса, г/пл.; по оси ординат — высота, см.

и пространственное исключение, и конкурентное воздействие со стороны эдификатора, и изменение биотопа в пределах его фитогенного поля. Скорее всего границу фитогенного поля герани следовало бы считать по проекции кроны (поскольку и ее корневая система вписывается в эти пределы). Но учитывая специфичность зоны «фон с края» и считая ее все-таки результатом воздействия герани, будем считать границу фитогенного поля хотя бы на 15 см дальше от края проекции кроны. Подобный размах границ фитогенного поля приводили и другие исследователи (3—6—12—25 см в зависимости от объекта исследования) (Уранов, Михайлова, 1974; Заугольнова, Михайлова, 1978; Галанин и др., 1979; Самойлов, 1980). Средообразующая роль крупных трав в зависимости от объекта исследования оценивалась одними авторами как слабая (Галанин, 1980), другими — как достаточно сильная (Ипатов и др., 2007).

Заключение

Для герани лесной *Geranium sylvaticum* показано существование фитогенного поля, проявляющегося в преобразовании условий биотопа (температуры, освещенности, влажности, микробиологической активности почвы). Изменение биотопа, пространственное исключение и конкуренция в пределах фитогенного поля вызывают изменение окружающей растительности, которое выражается в снижении обилия сопутствующих видов (проективного покрытия, надземной и подземной фитомассы, удельного числа видов). Кроме того, в кроне герани происходит угнетение злаков и разнотравья через изменение распределения их фитомассы по высоте, а также снижение генеративной функции злаков. Размеры фитогенного поля простираются по крайней мере на 15 см от края проекции кроны герани, включая в себя краевую зону измененной фитогенным полем растительности. Максимальное эдификаторное воздействие наблюдается в синузиях герани по сравнению с отдельными ее кустами в связи с большей высотой герани, площадью и временем ее воздействия, значительной фитомассой, накопленной в надземной и подземной сферах.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48549).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ашик Е. В., Тиходеева М. Ю. Исследование фитогенного поля *Tilia cordata* Mill. в посадках в заповеднике «Белогорье» Белгородской области // Вестн. СПбГУ. 2006. Сер. 3. Вып. 3. С. 64—73.

Галанин А. В. Влияние фитогенного поля на распределение растений // Экология. 1980 № 6. С. 76—78.

Галанин А. В., Неугодова Г. И., Шушкова С. Ф. Встречаемость видов растений в фитогенном поле *Deschamptia caespitosa* (L.) Beauv. (*Poaceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 8. С. 1073—1080.

Демьянов В. А. Представление о фитогенном поле растений и проблемы сущности фитоценоза // Изв. РАН. Сер. биол. 1996. № 3. С. 359—363.

Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф. Структура фитогенного поля особей некоторых плотнодерновинных злаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 79—89.

Злотникова Е. А., Пожванов Г. А. Фитогенное поле *Verbascum lychnitis* L.: комплексный подход // Биология — наука XXI века. XI Междунар. конф. молодых ученых: тез. докл. Пущино, 2007. С. 299.

Ипатов В. С. Фитогенные поля одиночных деревьев некоторых пород в одном экотопе // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 8. С. 1186—1192.

Ипатов В. С., Сивушкова В. Х., Ястребов А. Б. Фитоценотические связи амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Asteraceae*) с некоторыми сорными и культурными видами // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л., 1989. С. 212—220.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 92—100.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies (Pinaceae)* в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 94—103.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Майор И. А. Влияние *Filipendula ulmaria (Rosacea*) на сопутствующие виды в луговых сообществах // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 1046—1053.

Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48.

Крышень А. М. К методике изучения фитогенных полей деревьев // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 133—142.

Куркин К. А. Факторы замкнутости луговых биогеоценозов // Естественные кормовые угодья СССР. М., 1966. С. 98—116.

Куркин К. А. Эдификаторы и ассектаторы настоящих лугов Барабинской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. 1968. Т. 73 (1). С. 29—41.

Куркин К. А. Взаимоотношение растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. 1998. № 6. С. 491—423.

Лащинский Н. Н. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1721—1726.

Маслов А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1646—1652.

Миркин Б. М., Денисова А. В., Попова Т. В. Закономерности узора распределения *Trifolium montanum* L. в некоторых луговых и степных фитоценозах // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 93—98.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых фитоценозах // Проблемы ботаники. Вып. 6. № 6. М.; Л., 1962. С. 103—109.

Работнов Т. А. Мозаичность луговых фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 4. С. 104—117.

Работнов Т. А. Взаимоотношения между растениями в фитоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 104—110.

Самойлов Ю. И. Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. *(Poaceae)* на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 255—265.

Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur (Fagaceae)* // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022—1034.

Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. 1965. Т. 1. С. 251—254.

Уранов А. А. К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М., 1968. С. 183—208.

Уранов А. А., Михайлова Н. Ф. Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 5. С. 151—159.

Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 60 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 445 с.

Beniamino F., Ponge J. F., Arpin P. Soil acidification under the crown of oak trees. 1. Spatial distribution // Forest Ecology and Management. 1991. Vol. 40. N 7. P. 221—232.

Brooks M. L. Effects of increased soil nitrogen on the dominance of alien annual plants in the Mojave Desert // Journal of Applied Ecology. 2003. Vol. 40. P. 344—353.

Garsia D., Obeso J. R. Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata:* local effects and landscape level consistency // Ecography. 2003. Vol. 26. P. 739—750.

Gracia-Moya E., McKell C. Contribution of schrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community // Ecology. 1970. Vol. 51. P. 81—88.

Lamont B. Gradient and zonal analisis of understorey supression by *Eucalyptus wandoo* // Vegetation. 1985. Vol. 63. N 2. P. 113—137.

Moro N. J., Pugnaire F. I., Haase P. et al. Effect of canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment // Functional Ecology. 1997. Vol. 11. P. 425—431.

Valiente-Banuet A., Verdu M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities // Ecology letters. 2007. Vol. 10. P. 1029—1036.

Zhao H.-K., Zhou R.-L., Su Y.-Z. et al. Schrub facilitation of desert land restoration in the Horgin Sand Land of Inner Mongolia // Ecological engineering. 2007. Vol. 31. P. 1—8.

SUMMARY

The ecological role of *Geranium sylvaticum* in waterless valleys (Konevitsa Isl., Ladoga Lake) is estimated. It is shown that this species affects neighboring plants (their variety, projective cover, supra- and subterrenean biomass) via transformation of the biotope (alteration of illumination, temperature, soil microbial activity and pH). The strongest effect of *Geranium sylvaticum* is found in sinusia where the plants are of maximal height and biomass and make their influence on significant area for a long time.

УДК 581.55 : 582.475.2 : 504.054 : 656.13 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 6

© Е. А. Робакидзе, Е. А. Усатова, К. С. Бобкова

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ АВТОТРАНСПОРТА НА СОСТОЯНИЕ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА ЕЛОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

E. A. ROBAKIDZE, E. A. USATOVA, K. S. BOBKOVA. THE INFLUENCE OF MOTOR TRANSPORT POLLUTIONS ON THE SOIL COVER OF SPRUCE PHYTOCOENOSES

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Тел. (8212)-24-50-03
Факс (8212)-24-01-63
E-mail: robakidze@ib.komisc.ru
Поступила 17.04.2007
Окончательный вариант получен 26.05.2008

Исследовано влияние загрязнения воздуха выбросами автомобильного транспорта на напочвенный покров в еловых насаждениях. Отмечено увеличение видового разнообразия растений за счет инвазии видов, не характерных для данных мест произрастания. В среднем значения общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса на загрязненной территории примерно такие же, как и на фоновой. Выявлено увеличение числа хлорозных листьев черники, которое составляет в среднем 45 %. Плотность особей черники в ельниках на загрязненных участках в среднем в 1.2 раза выше, чем на фоновых. На загрязненной территории увеличивается общее проективное покрытие растений по мере удаления от дороги.

Ключевые слова: выбросы автотранспорта, ельники черничные, растения напочвенного покрова, черника, брусника, хлороз, плотность, видовое разнообразие, общее проективное покрытие.

Загрязнение атмосферы выбросами автомобильного транспорта является значимым фактором воздействия на окружающую среду (Луканин, Трофименко, 1993; Александров и др., 1995; Говорушко, 1999; Кавтарадзе, 1999, и др.). На их долю приходится около 95 % загрязнения воздуха всеми видами транспорта (Опаловский, 1990). Главным загрязнителем являются отходящие газы двигателей, в их составе содержится огромное количество различных видов химических соединений (Александров и др., 1995). Основным компонентом выбросов является двуокись углерода, однако с учетом токсичности главными загрязнителями являются угарный газ (CO), свинец в бензиновых и двуокись серы (SO_2) в дизельных двигателях (Луканин, Трофименко, 1993). Загрязнение почвы и соответственно растительности происходит в относительно узкой придорожной полосе (шириной от 100—150 до 300 м).

Растения напочвенного покрова бореальных лесов по стратегии минерального питания можно разделить на 2 группы: поглощающие вещества из атмосферы (зеленые мхи и лишайники) и преимущественно из почвы (кустарнички и травянистые растения). Воздушное промышленное загрязнение изменяет химический состав атмосферных осадков, что может привести к повреждению и гибели зеленых мхов и лишайников (Андреева, 1990; Горшков, 1990). Исследования Т. В. Черненьковой (1995) показали, что избыток в почве соединений серы, азота и тяжелых

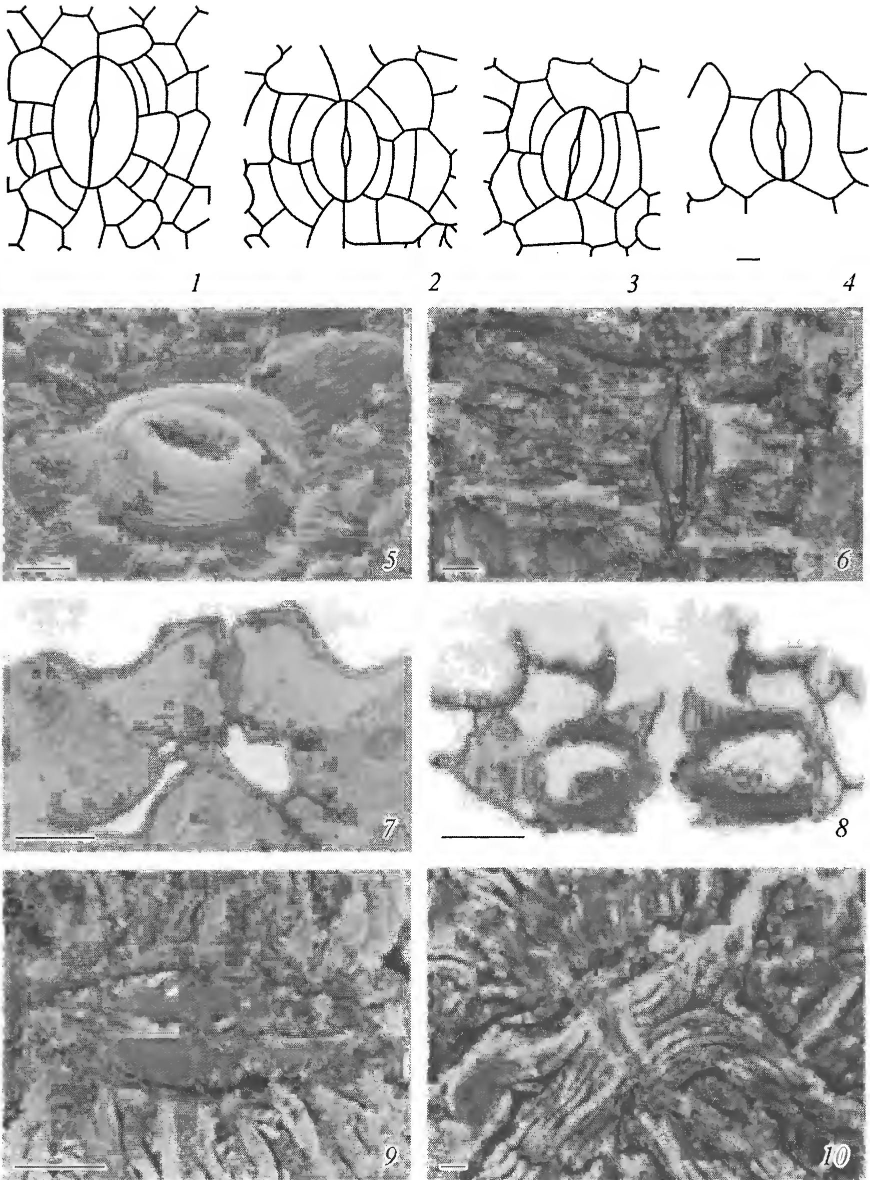


Таблица. Структурное разнообразие устьиц в эпидерме растущего листа.

1—*4* — типы устьиц: *1* — промежуточный между аномо- и латероцитным; *2*, *3* — латероцитный; *4* — парацитный; *5*, *7*, *9* — устьица, заложившиеся на ранних этапах развития листа (LPI = -1—1); *6*, *8*, *10* — устьица, заложившиеся в течение второй фазы роста листа (LPI = 3 и старше): *5*, *6*, *9*, *10* — внешний вид устьиц; *7*, *8* — их поперечные срезы. Масштабная линейка — 5 мкм.

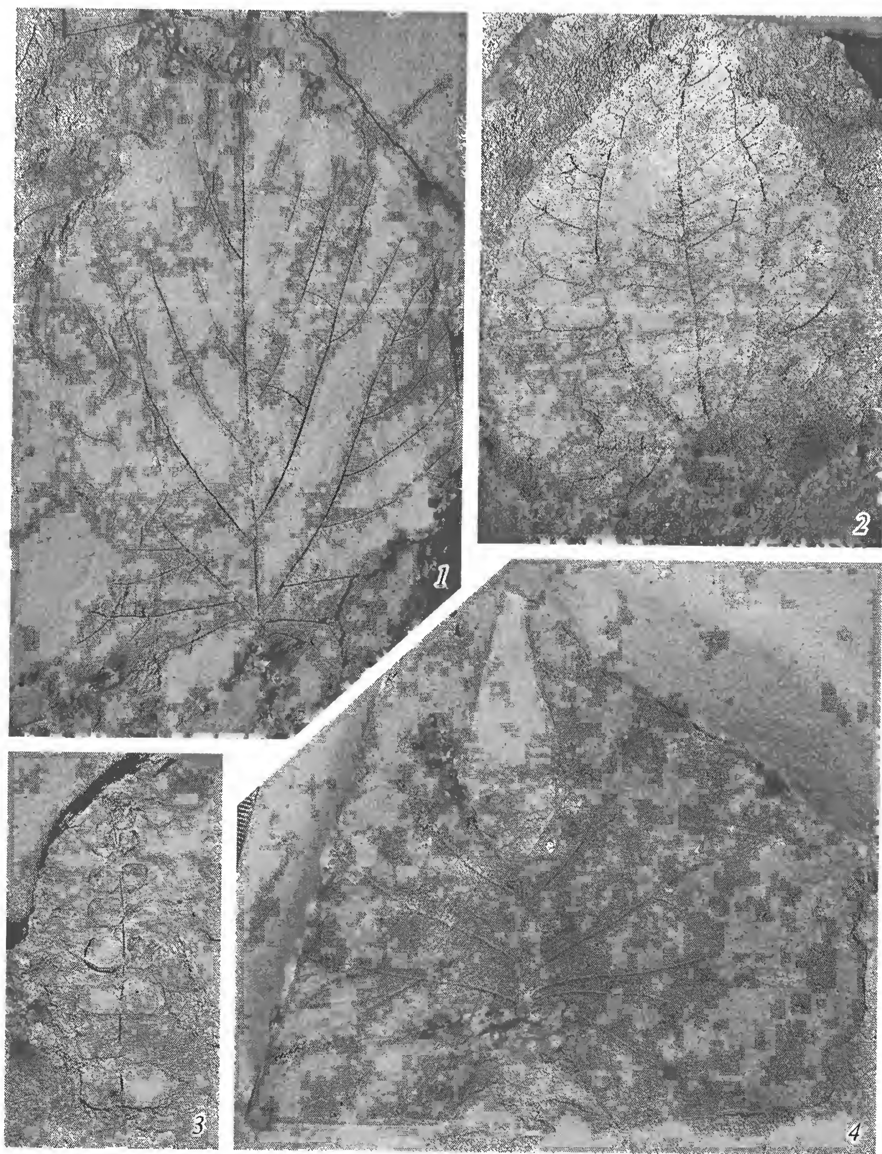


Таблица. Ископаемые растения антибесской флоры.

1 — *Paraprotophyllum* sp., кол. БИН № 1546, обр. 144, ×1; *2* — *Trochodendroides* sp., кол. БИН № 1546, обр. 52, ×1; *3* — *Heroleandra* sp., кол. БИН № 1546, обр. 259, ×1; *4* — *Liriodendrites* sp., кол. БИН № 1546, обр. 300, ×1.

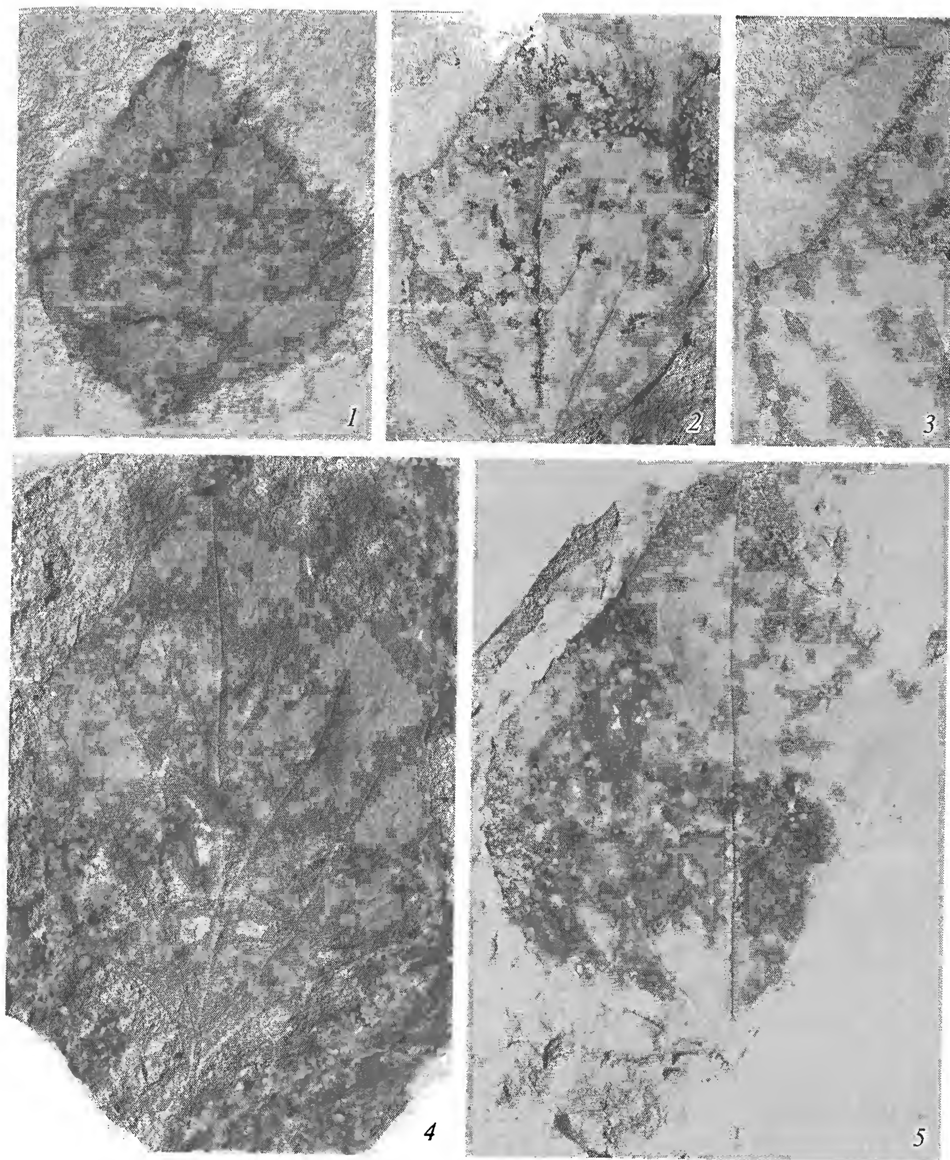


Таблица I. Листья *Platanus tenuinervis* Golovn., Лено-Вилюйская впадина, тимердяхская свита, турон-коньяк.

1 — кол. БИН 1196, р. Линде, обр. 1314, ×1; *2* — кол. БИН 1196, р. Линде, обр. 822, голотип, ×1; *3* — то же, ×1.7; *4* — кол. БИН 1181. р. Вилюй, обр. 235, ×1; *5* — кол. БИН 1196, р. Линде, обр. 578, ×1.

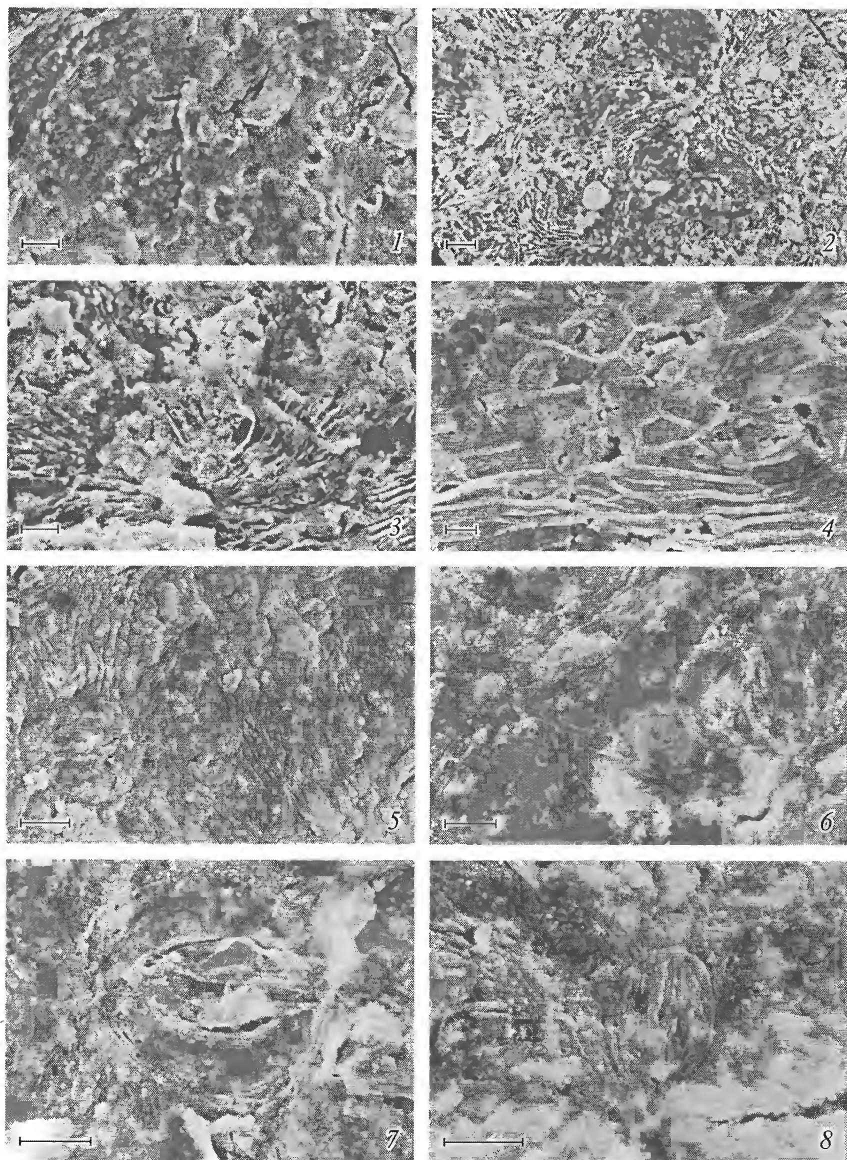


Таблица II. Строение эпидермы листьев *Platanus tenuinervis* Golovn., Лено-Вилюйская впадина, р. Вилюй, тимердяхская свита, турон-коньяк кол. БИН 1196.

1 — верхняя кутикула изнутри, обр. 1625, СЭМ, ×455; *2* — общий вид верхней кутикулы снаружи, видны основания волосков и частые мелкие складки поверхности, обр. 1624, СЭМ, ×335; *3* — верхняя кутикула снаружи, видно основание волоска с радиально расходящимися складками, обр. 1625, СЭМ, ×545; *4* — верхняя кутикула изнутри, видны специализированные клетки основания волоска, обр. 813, ×420; *5, 6* — нижняя кутикула снаружи, видны основание волоска с радиально расходящимися складками и устьице, обр. 1614, СЭМ, ×1050; *7* — устьице, обр. 1614, СЭМ, ×1050; *8* — устьице, обр. 1647, СЭМ, ×1050. Масштабная линейка — 10 мкм.

Фотографии продольных срезов апекса корня.

а — общий вид продольного среза корня. Толщина среза 3 мкм, парапласт X-Tra. Объектив 20×. *б* — продольный срез в области инициалей, хорошо видны фазы митоза (показаны стрелками). Толщина среза 3 мкм, парапласт X-Tra. Объектив 40×. Масштабные линейки — 50 мкм.

металлов приводит к изменениям возрастной структуры, плотности, наземной фитомассы и морфометрических показателей растений травяно-кустарничкового яруса. Выявление количественных и качественных изменений в травяном, кустарничковом и моховом покровах фитоценоза под влиянием автозагрязнения представляется чрезвычайно важным для оценки состояния лесных сообществ. Однако исследований по влиянию автозагрязнения на растения напочвенного покрова лесных экосистем на территории Республики Коми не проводили, хотя в период с 1993 по 2000 г. количество автомобилей на ее территории увеличилось более чем на 50 тысяч единиц и соответственно объем выбросов возрос и превысил 200 тыс. тонн в год (Государственный.., 2000).

В задачу данной работы входило изучение влияния воздушного загрязнения выбросами автомобильного транспорта на состав и состояние растений напочвенного покрова в еловых насаждениях.

Материал и методика

Исследование проводили на 5 постоянных пробных площадях (ППП) (№ 39, 40, 41, 42, 43), заложенных в еловых насаждениях черничного типа (61°59′ с. ш. и 50°50′ в. д.) у объездной автомобильной дороги протяженностью 45 км, действующей с 1986 г. Пункты наблюдений располагаются в зеленой зоне г. Сыктывкара. Выбор экспериментальных участков для проведения исследований предусматривал их сопоставимость по основным типологическим и таксационным характеристикам насаждений, расположенных в зоне воздействия выбросов и в контрольном фоновом районе.

Первоначальный подбор объектов проведен по таксационным описаниям выделов и планам лесонасаждений. В качестве фонового было выбрано еловое насаждение (ППП № 38), произрастающее в 50 км от источника загрязнения на территории Ляльского лесоэкологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН (табл. 1). Остальные пробные площади (ПП) были заложены после рекогносцировочного обследования насаждений в наиболее типичных условиях местопроизрастания. Все ПП ограничили на местности визирами и закрепили угловыми столбами (Наставление.., 1993). Размер пробных площадей устанавливали в зависимости от числа деревьев на выбранном участке так, чтобы на них было не менее 100 шт. основной лесообразующей породы (Лесотаксационный.., 1973). Лесо-

ТАБЛИЦА 1

Краткая лесоводственно-таксационная характеристика пробных площадей в ельниках черничных

№ пробной площади	Состав древостоя	Число стволов, шт. · $га^{-1}$	Запас стволовой древесины $м^3 \cdot га^{-1}$	Средние для ели	
				высота, м	диаметр, см
38	$72Е_{90-170}23Б_{90}3С_{90}2Пх_{90}$	958	305.0	22	18
39	$68Е_{80-180}30Б_{100}2Пх_{90-140}$ + $Ос_{90-150}$	1474	322.6	18	18
40	$61Е_{90-170}20С_{90-150}11Ос_{80-90}8Б_{100-120}$	1200	315.0	18	18
41	$65Е_{55-110}16Б_{100}16Ос_{90}2Пх_{90-110}1С_{90}$	1300	351.0	22	19
42	$36Е_{50-130}34Ос_{80-90}16Б_{100}7Пх_{90-110}7С_{85-110}$	1808	378	18	18
43	$56Е_{70-160}28Б_{100}15Ос_{90-130}1Пх_{90-110}$	1567	257.0	16	17

водственно-таксационная характеристика насаждений составлена согласно общепринятым методикам (Третьяков, 1957; Захаров, 1967).

Геоботаническое описание травяно-кустарничкового и мохового ярусов проводили по руководству «Полевая геоботаника» (1964). Определяли тип леса по В. Н. Сукачеву и С. В. Зонну (1961). Визуальную оценку обилия сосудистых растений, мохообразных и лишайников проводили по шкале Друде в ее цифровом обозначении по методике А. П. Шенникова (1964).

Оценку флористического сходства фонового насаждения и сообществ зоны действия выбросов автомобильного транспорта проводили с использованием коэффициента Жаккара (*J*) (Методы.., 2002), который сравнивает между собой участки растительного покрова по наличию одних и тех же видов без учета их покрытия:

$$J = N_{AB} / (N_A + N_B - N_{AB}),$$

где N_{AB} — число видов, общее для сравниваемых описаний (площадок) А и В; N_A, N_B — число видов соответственно в описаниях А и В.

Обилие растений и долю хлорозных листьев растений кустарничкового яруса на пробной площади учитывали на площадках размером 50 × 50 см в 30 повторностях (Меннинг, Федер, 1985). Названия растений приведены по С. К. Черепанову (1995).

Компьютерную обработку результатов проводили с использованием пакета программ MS Excel 2000. Полученные данные, если не обозначены специально, анализировали со степенью надежности 90 % ($P < 0.1$).

Результаты и обсуждение

Исследуемые ельники черничные (Piceetum myrtillosum) произрастают на типичных подзолистых супесчаных, подстилаемых суглинками почвах. Древостои спелые, разновозрастные, разновысотные, ярусность не выражена (табл. 1). По совокупности показателей жизненного состояния отдельных деревьев и древостоя исследуемые еловые леса, произрастающие в районе загрязнения выбросами автотранспорта, характеризуются как ослабленные (Усатова, Робакидзе, 2005).

Флористический состав фитоценоза важен для оценки состояния лесных экосистем при техногенном воздействии (Меннинг, Федер, 1985). Анализ состава растений напочвенного покрова ельников черничных (табл. 2) показал его значительное сходство с видовым составом растений в еловых насаждениях черничного типа, произрастающих в подзоне средней тайги (Бобкова, Забоева, 2001; Бобкова, 2006). В травяно-кустарничковом ярусе первый подъярус (высота до 40 см) образуют черника (*Vaccinium myrtillus*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), костяника каменистая (*Rubus saxatilis*), золотая розга (*Solidago virgaurea*), папоротник (*Dryopteris filix-mas*), бодяк разнолистный (*Cirsium heterophyllum*), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*). Второй подъярус (высота до 10 см) формируют кислица (*Oxalis acetosella*), седмичник (*Trientalis europaea*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), ожика волосистая (*Luzula pilosa*), линнея северная (*Linnaea borealis*), грушанка (*Pyrola media*), герань лесная (*Geranium sylvaticum*), осока (*Carex* sp.), подмаренник северный (*Galium boreale*), марьяник лесной (*Melampurum sylvaticum*), горошек мышиный (*Vicia cracca*), щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*), редко плаун годичный (*Lycopodium annotinum*), перловник поникший (*Melica nutans*) и земляника (*Fragaria vesca*). Моховой покров образуют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium*

ТАБЛИЦА 2

Состав и структура растений напочвенного покрова еловых фитоценозов

Вид	№ пробной площади											
	38 (фон)		39		40		41		42		43	
	обилие, баллы	встречаемость, %	обилие, баллы	встречаемость, %	обилие, баллы	встречаемость, %	обилие, баллы	встречаемость, %	обилие, баллы	встречаемость, %	обилие, баллы	встречаемость, %
Кустарнички												
Vaccinium myrtillus	4	48	3	58	3	60	4	53	4	68	3	47
V. vitis-idaea	3	30	3	65	3	51	3	40	3	45	3	52
Linnaea borealis	4	40	3	50	3	56	4	67	4	56	3	54
Травы												
Majanthemum bifolium	3	50	3	42	3	48	4	60	4	65	3	70
Trientalis europaea	3	48	1	30	3	52	3	45	3	49	4	61
Oxalis acetosella	2	31	2	35	2	25	4	52	3	45	3	41
Rubus saxatilis	1	30	—	—	+	+	1	12	1	15	—	—
Pyrola media	2	40	+	5	1	14	+	+	+	+	1	14
Geranium sylvaticum	1	12	+	8	+	1	+	1	+	4	—	—
Luzula piloza	1	21	1	25	2	32	1	15	1	10	2	20
Deschampsia cespitosa	1	11	+	3	—	—	+	+	1	10	—	—
Carex sp.	1	6	—	—	+	1	1	14	1	19	1	12
Lycopodium annotinum	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—
Fragaria vesca	—	—	—	—	—	—	+	4	—	+	—	—
Melica nutans	—	—	—	—	—	—	+	6	—	—	—	—
Vicia cracca	+	4	—	—	+	+	+	+	+	5	1	10
Equisetum sylvaticum	—	—	1	22	1	12	1	19	1	20	—	—
Galim boreale	—	—	2	30	1	10	1	26	1	24	—	—
Solidago virgaurea	1	8	+	6	+	+	+	1	+	4	1	7
Melampyrum sylvaticum	—	—	2	31	2	35	2	24	2	27	2	35

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	№ пробной площади											
	38 (фон)		39		40		41		42		43	
	обилие, баллы	встречаемость, %	обилие, баллы	встречаемость, %	обилие, баллы	встречаемость, %	обилие, баллы	встречаемость, %	обилие, баллы	встречаемость, %	обилие, баллы	встречаемость, %
Dryopteris filix-mas	+	4	1	15	1	12	+	+	+	1	1	12
Cirsiumheterophyllum	+	4	—	—	+	+	1	15	1	10	+	1
Tussilago farfara	—	—	1	12	1	18	+	2	+	+	1	13
Ranunculus acris	—	—	1	15	1	20	1	14	1	20	—	—
Butomus umbellatus	—	—	1	17	1	4	+	9	1	15	1	10
Chamaenerion angustifolium	—	—	1	9	+	2	1	12	1	10	+	5
Poa pratensis	—	—	+	+	1	15	+	8	+	9	—	—
Мхи												
Polytrichum commune	1	15	1	10	1	15	+	8	1	10	+	4
Pleurozium schreberi	2	26	2	32	2	35	2	39	2	35	2	25
Dicranumpolysetum	1	10	1	8	+	5	1	10	+	8	1	12
Hylocomium splendens	4	51	3	40	2	35	2	41	2	45	4	55
Rhytidiadelphus triquertum	—	—	+	7	1	12	+	+	+	+	+	2
Sphagnum sp.	2	30	+	3	+	+	+	6	+	+	1	12

Примечание. (+) — вид присутствует в напочвенном покрове единично.

ТАБЛИЦА 3

Степень сходства растений напочвенного покрова ельников (коэффициент Жаккара)

№ пробной площади	39	40	41	42	43
38	0.59	0.67	0.64	0.68	0.69
39	—	0.86	0.81	0.87	0.71
40		—	0.88	0.94	0.79
41			—	0.94	0.70
42				—	0.69

schreberi, *Dicranum polysetum*, *Rhytidiadelphus triquertum*, пятнами *Polytrichum commune* и *Sphagnum* sp. Однако в фитоценозах, подверженных влиянию выбросов автотранспорта, нами обнаружены виды, не характерные для ельников черничных, — луговые и сорные. Во всех исследуемых нами ельниках на расстоянии до 50 м от дорожного полотна обнаружены мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara*), лютик едкий (*Ranunculus acris*), сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*), иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium*), манжетка (*Alchemilla* sp.), мятлик (*Poa pratensis*). Наличие растений, образующих сорное растительное сообщество, объясняется наличием дорожного отвала и насыпи щебня и песка на расстоянии до 20 м от дорожного полотна.

Для оценки сходства флористического состава растений напочвенного покрова мы вычислили коэффициенты Жаккара (табл. 3). Анализ коэффициентов показал значительное сходство растений напочвенного покрова контрольного и повреж-

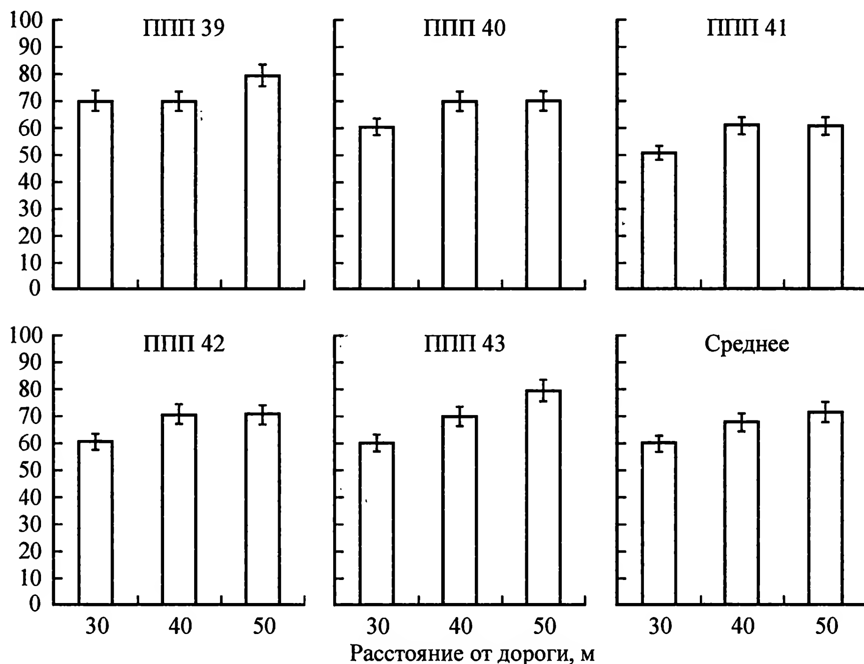


Рис. 1. Проективное покрытие растений напочвенного покрова в зависимости от удаления от дороги. По оси ординат — общее проективное покрытие, %; по оси абсцисс — расстояние от дороги, м: ППП 39 — номер постоянной пробной площади.

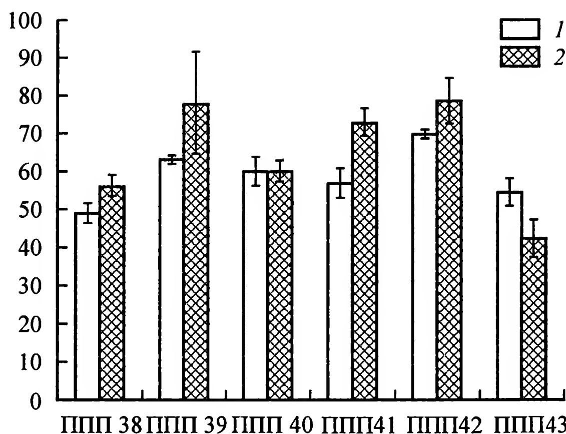


Рис. 2. Плотность размещения особей черники и брусники на территории фонового и загрязненных ельников.

По оси ординат — плотность особей, шт./м²; по оси абсцисс — номер постоянной пробной площади. *1* — черника, *2* — брусника (то же на рис. 3—5).

денных ельников. Более высокие значения коэффициентов получены при сравнении сходства растительного покрова между опытными насаждениями.

Важной характеристикой нарушенности фитоценоза является изменение ценотической значимости видов: доли участия в формировании общей фитомассы, проективного покрытия, числа побегов и т. д. (Илькун, 1978). Анализ общего проективного покрытия (ОПП) травяно-кустарничкового яруса ельников в зоне воздействия выбросов показал, что в среднем значения данного показателя примерно

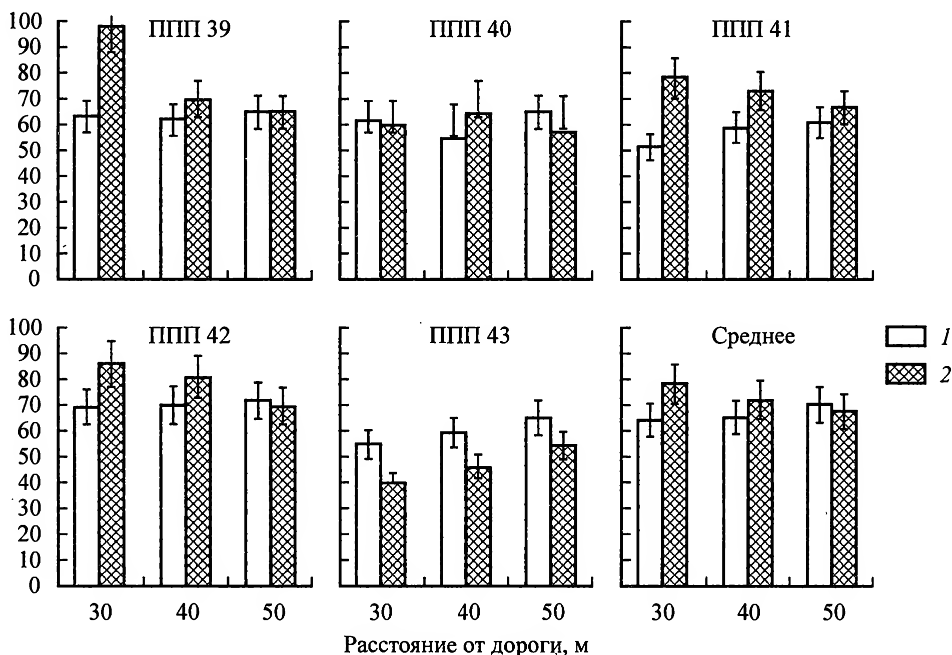


Рис. 3. Плотность размещения черники (*1*) и брусники (*2*) по мере удаления от дороги.

По оси ординат — плотность особей, шт./м²; по оси абсцисс — расстояние от дороги, м.

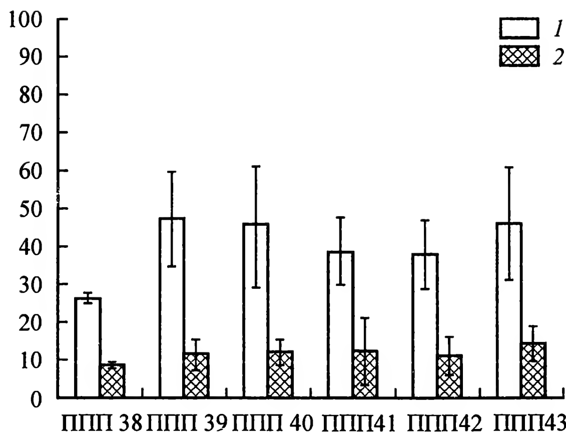


Рис. 4. Хлороз листьев черники (*1*) и брусники (*2*) на территории фонового и загрязненных ельников.
По оси ординат — доля хлорозных листьев, %; по оси абсцисс — номер постоянной пробной площади.

такие же, как и в фоновой территории, и составляют 60—70 %. Вместе с тем отмечено, что на загрязненной территории ОПП увеличивается по мере удаления от дороги на всех пробных площадях. Так, если ОПП на расстоянии 30 м от дороги в среднем составляет 60 %, то при удалении на 50 м он равен 72 % (рис. 1).

При обследовании плотности размещения особей доминирующих видов — черники и брусники — в близких по лесорастительным условиям ельниках фоновой и загрязненной территорий (рис. 2) было выявлено, что она на загрязненных участках в среднем в 1.2 раза выше. Однако если для черники это различие достоверно для всех участков, то для брусники оно достоверно только для ППП № 39, 41 и 42.

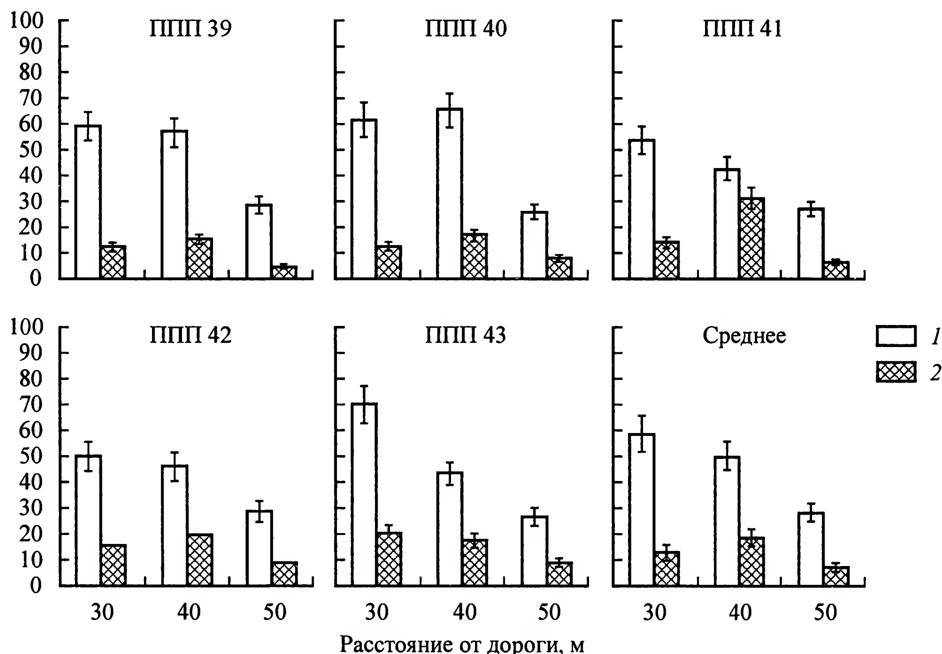


Рис. 5. Хлороз листьев черники (*1*) и брусники (*2*) по мере удаления от дороги.
По оси ординат — доля хлорозных листьев, %; по оси абсцисс — расстояние от дороги, м.

Интенсивное появление новых побегов возможно лишь при уменьшении конкуренции со стороны других, менее устойчивых к воздействию токсикантов, сосудистых растений, что отмечали в исследованиях, проведенных в сосняках Кольского п-ова, Н. М. Деева и Е. А. Мазная (1990). Вместе с тем четкой зависимости изменения плотности особей черники и брусники по мере удаления от дороги не наблюдается (рис. 3).

Изучение жизненного состояния ассимиляционного аппарата растений-доминантов травяно-кустарничкового яруса показало повреждение листьев черники и брусники в зоне воздействия выбросов автомобильного транспорта (рис. 4). Повреждение черники составило в среднем 45, а брусники — 13 %. Хлороз листьев черники в ельниках на загрязненных участках был в среднем в 1.7 раза выше, чем в ельниках фонового района. Для листьев брусники различие недостоверно. По мере удаления от источника загрязнения отмечалось достоверное уменьшение поврежденных кустов черники — в среднем от 59 до 27 % (рис. 5). По отношению к бруснике такой четкой тенденции не выявлено, но на расстоянии 50 м от полотна дороги количество ее здоровых кустов достоверно выше.

Благодарности

Работа выполнена по программе фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Ю., Кузубова Л. И., Яблокова Е. П. Экологические проблемы автомобильного транспорта. Аналитический обзор. Новосибирск, 1995. 113 с. (Сер. Экология. Вып. 3).

Андреева Е. Н. Динамика видового состава мхов // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990. С. 133—141.

Бобкова К. С. Еловые леса средней подзоны тайги // Коренные еловые леса: биоразнообразие, структура, функции. СПб., 2006. С. 99—159.

Бобкова К. С., Забоева И. В. Еловые леса // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб., 2001. С. 20—30.

Говорушко С. М. Влияние хозяйственной деятельности на окружающую среду. Владивосток, 1999. 169 с.

Горшков В. В. Влияние атмосферного загрязнения окислами серы на эпифитный лишайниковый покров северотаежных лесов // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С. 144—158.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми. Сыктывкар, 2000. 193 с.

Захаров В. К. Лесная таксация. 2-е изд. М., 1967. 406 с.

Деева Н. М., Мазная Е. А. Структура ценопопуляций кустарничков // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990. С. 116—129.

Илькун Г. М. Загрязнение атмосферы и растения. Киев, 1978. 249 с.

Кавтарадзе Д. Н. Автомобильные дороги в экологических системах. М., 1999. 239 с.

Лесотаксационный справочник. М., 1973. 208 с.

Луканин В. Н., Трофименко Ю. В. Экологическое воздействие автомобильных двигателей на окружающую среду. М., 1993. 134 с.

Меннинг У. Д., Федер У. А. Биомониторинг загрязнения атмосферы с помощью растений. Л., 1985. 143 с.

Методы изучения лесных сообществ. СПб., 2002. 240 с.

Наставление по отводу и таксации лесосек в лесах Российской Федерации. М., 1993. 72 с.

Опаловский А. А. Планета Земля глазами химика. М., 1990. 222 с.

Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. 530 с.

Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М., 1961. 144 с.

Третьяков Н. В. Лесная таксация. Л., 1957. 300 с.

Усатова Е. А., Робакидзе Е. А. Влияние выбросов автотранспортного происхождения на состояние древостоев еловых фитоценозов // Сибир. экол. журн. 2005. № 4. С. 731—736.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Черненькова Т. В. Состояние лесных фитоценозов в окрестностях комбината «Североникель» // Воздействие металлургических производств на лесные экосистемы Кольского полуострова. СПб., 1995. С. 53—85.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

SUMMARY

As a result of air pollution by motor transport in spruce phytocoenoses, the increase of plant species diversity takes place in herbaceous and shrub layer due to invasion of meadow and weed species. The increase of discoloration of both bilberry and cowberry leaves caused by the motor transport pollution is revealed. The average discoloration is 45 % for the bilberry leaves and 13 % for cowberry leaves. The density of bilberry and cowberry individuals in polluted spruce stands averages 1.2 times more than in background ones. A total plant projective cover increases with increase of the distance from the road.

УДК 561 : 551.763.3 (571.1) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 6

© С. В. Щепетов, П. И. Алексеев, Л. Б. Головнева

ОСОБЕННОСТИ ЗАХОРОНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В МЕСТОНАХОЖДЕНИИ АНТИБЕС (ВЕРХНИЙ МЕЛ, ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

S. V. SHCHEPETOV, P. I. ALEKSEEV, L. B. GOLOVNEVA. PECULIARITIES OF PLANT REMAINS DEPOSITION IN THE ANTIBES LOCALITY (LATE CRETACEOUS, WESTERN SIBERIA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: Shchepetov@mail.ru
Поступила 13.02.2008

Приведены результаты тафономического исследования антибесского захоронения ископаемой флоры позднего мела, дана ревизия ее систематического состава и оценки возраста.
Ключевые слова: поздний мел, антибесская флора, Западная Сибирь.

В конце мезозоя почти вся территория Западно-Сибирской низменности была покрыта мелководным морем. Континентальные отложения формировались преимущественно в Чулымо-Енисейском районе — на юго-восточной окраине Западной Сибири (Решения.., 1991). Возраст этих образований может определяться в основном по комплексам остатков ископаемых растений. Современный рельеф Западной Сибири низменный, естественных обнажений мало, так что представительные захоронения палеонтологических остатков встречаются довольно редко, поэтому каждое из них привлекает пристальное внимание исследователей. Одно из таких захоронений — антибесское — приурочено к верхнемеловым отложениям сымской свиты в Мариинском районе Кемеровской обл.

Находки растительных остатков антибесского палеофлористического комплекса происходят из карьеров вблизи ж. д. станции Антибес, которая расположена около г. Мариинска (рис. 1). Впервые это захоронение было обнаружено в 1927 г. геологической партией Западно-Сибирского отделения Геологического комитета во главе с Л. М. Шороховым, которая проводила разведочные работы на Антибесском

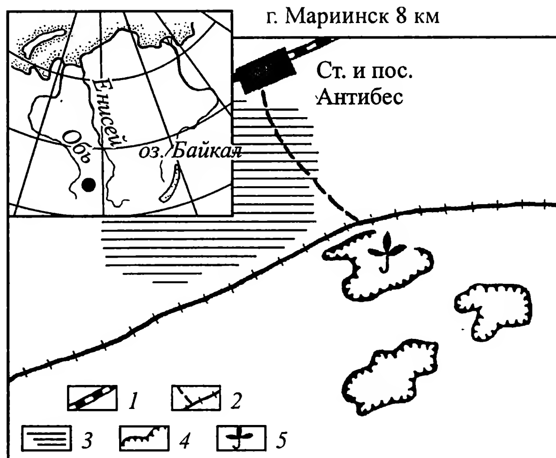


Рис. 1. Местоположение антибесского захоронения остатков ископаемых растений.

1 — железная дорога, *2* — шоссе и грунтовая дорога, *3* — территория пос. Антибес, *4* — границы карьеров, *5* — захоронение остатков растений.

месторождении кварцевых песков. Собранный материал изучил профессор Томского университета В. А. Хахлов. Он описал 6 видов цветковых растений и определил возраст ископаемой флоры как эоценовый, на основе ее сравнения с цагаянской флорой Амурской обл. (Хахлов, 1930). В последующие годы ископаемые растения антибесского захоронения изучались В. К. Черепниным (1940), А. Р. Ананьевым (1955), И. В. Лебедевым (1955, 1962) и Т. Н. Байковской (1957). Вмещающие их отложения первоначально выделялись как антибесская свита (Ананьев, 1947). Позже меловые отложения близ пос. Антибес стали относить к сымской свите (Решения.., 1956). Антибесский флористический комплекс представляет один из последних этапов развития позднемеловой флоры Сибири. Это не могло не привлечь внимания палеоботаников: он неоднократно рассматривался в различных исследованиях по палеофитогеографии и эволюции флоры Северной Азии (Байковская, 1956; Лебедев, Маркова, 1962; Буданцев, 1979, 1983; Вахрамеев, 1988; Герман, Лебедев, 1991).

В то же время систематический состав антибесской палеофлоры и ее соотношение с другими меловыми флорами Сибири во многом оставались неясными. Возрастные оценки этой флоры колебались от палеоцена-эоцена (Хахлов, 1930; Черепнин, 1940) до дания и маастрихта (Лебедев, Маркова, 1962; Байковская, 1957). Прежние коллекции к настоящему времени полностью утрачены, а изображения в опубликованных работах часто не позволяют провести ревизию таксономической принадлежности находок. Для более точного определения возраста данного комплекса растений и его положения в сукцессионном ряду меловых палеофлор Сибири необходимы были новые стратиграфические и палеонтологические исследования антибесского захоронения.

В результате полевых работ, проведенных в 2005 и 2007 гг., была собрана новая коллекция антибесской флоры, которая хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН, № 1546. Данная статья посвящена результатам исследования антибесского захоронения, ревизии систематического состава его флоры и уточнению возраста.

Описание местонахождения

Станция и пос. Антибес расположены примерно в 8 километрах на запад от г. Мариинска (рис. 1). Район полностью закрыт четвертичными отложениями, так что наблюдать более древние горные породы можно лишь в искусственных обнажениях — стенках старых карьеров, которые быстро разрушаются и зарастают. Таких карьеров в окрестностях поселка много — первые, вероятно, возникли еще в XIX в. в связи с потребностью в балластном материале для строительства железной дороги. Примерно с середины XX в. здесь велась добыча формовочных песков для металлургической промышленности. К концу XX в. добыча была полностью свернута, карьеры стали заполняться водой, заболачиваться и быстро зарастать кустарником и лесом. Авторы предыдущих палеонтологических сборов не давали точной географической и стратиграфической привязки местонахождений. Отмечалось лишь, что растительные остатки происходят со дна карьеров, что они редки и имеют в целом неважную сохранность.

В карьерах обнажается толща рыхлых светло-серых каолинизированных, изредка желтовато-ржавых песков с редкими прослоями серых глин общей мощностью около 20 м. По данным объяснительной записки к соответствующему листу Государственной геологической карты СССР (Геологическая.., 1964), Антибесское месторождение формовочного сырья представляет собой пачку песков средней мощностью около 13 м. Мощность вскрыши составляет чуть менее 4 м. Пески представлены фракциями от пылеватых до грубозернистых с преобладанием мелко- и среднезернистых. Требованиям ГОСТа соответствовало примерно 50 % отложений песчаных пород, что определило селективную отработку месторождения — был создан не один большой карьер, а несколько маленьких. По нашим наблюдениям, формовочный песок представляет собой довольно однородный слабосцементированный песчаник. В сухом виде это почти белая порода, имеющая светло-желтый или светло-серый оттенок. Она довольно рыхлая: в искусственных выемках «держит» стенку до 5—6 м выс., но в куске без особого труда крошится пальцами. Зернистость обычно средняя, состоит из зерен кварца и полевых шпатов, замещенных белесым веществом, вероятно, коалином. Плотность цемента, устойчивость к размоканию непостоянны: иногда при выветривании образуется плитчатая отдельность по слоям, иногда порода массивна, но примеси и ожелезнение проявляют в ней косую слоистость. При размывании дождями бортов искусственных выемок часто образуются причудливые формы микрорельефа — миниатюрные речные долины, каньоны, «леса» конических останцов высотой до 2 м.

Растительные остатки были найдены в одном из карьеров, расположенном примерно в 500 м на восток от крайних домов поселка, к югу от шоссе, идущем параллельно железной дороге. Сбор палеонтологического материала проводился в северо-восточной части карьера, в местонахождениях А2 и А5 (рис. 2). Местонахождение А5 представляет собой отдельную выемку, отделенную от главного карьера перемычкой. Стенки этого карьера, как, впрочем, и всех остальных, активно разрушаются. Они представляют собой более или менее крутые осыпи, состоящие из песка с примесью обломков более мелкозернистых и плотных пород. Местонахождения флоры находятся на одном стратиграфическом уровне, примерно в 7—8 м от поверхности почвы. О составе подстилающих и перекрывающих песчаников можно судить в основном лишь по материалу осыпей и небольшим коренным выходам. Складывается впечатление, что породы, залегающие стратиграфически выше флороносного уровня, несколько плотнее, но в целом явных различий между теми и другими не наблюдается.

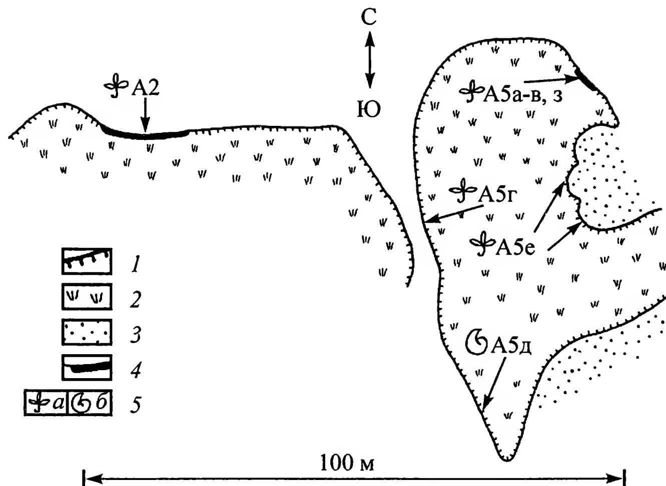


Рис. 2. Расположение мест сборов остатков растений в карьере возле пос. Антибес.

1 — склоны карьера; *2* — дно карьера, покрытое водой или растительностью; *3* — поверхность уступа, поднятого на 2—3 м над дном восточной выемки; *4* — местоположение расчисток, сделанных в процессе работ; *5* — местоположение палеонтологических находок и их номера: флоры (*а*) и фауны (*б*).

Растительные остатки представляют собой рельефные отпечатки листьев и побегов на алевролитах или слабосцементированных песчаниках. Растительные ткани полностью замещены неорганическими минеральными соединениями.

Описанный ниже частный разрез составлен по двум коренным выходам в северной стенке восточной выемки карьера. Он охватывает среднюю часть вскрытой пачки песчаных отложений, залегающих субгоризонтально. Местоположение разреза соответствует месту сборов палеофлористических образцов А5.

1. На высоте 1.5—2.0 м над дном карьера расположен коренной выход желтых и желтовато-серых песчаников. В ширину он составляет около 2 м. В нижней части выхода песчаники рыхлые, относительно быстро разрушающиеся. Они содержат отпечатки листьев и включения светло-серых алевролитов. Примерно в 40 см выше основания выхода песчаники становятся более плотными, хотя, как и нижние, крошатся пальцами. Эта относительно плотная порода прослеживается вверх на 1 м. Местами она ожелезнена и имеет рыжую окраску. Содержит разноориентированные блоки плитчатых светло-серых алевролитов, наиболее крупные из которых достигают 0.5 м дл. Видимая мощность 1.4—1.5 м.

2. Вышележащие образования представлены в соседнем коренном выходе (рис. 3). На гипсометрическом уровне последних выходов пород слоя 1 обнажаются светло-серые рыхлые грубозернистые песчаники. Они крошатся в пальцах, при легком трении с поверхностей осыпается песок. Порода слоистая, на поверхностях наслоения обильно представлены отпечатки обрывков листьев. Примерно 0,5 м выше песчаник становится чуть более плотным, слоистость исчезает, появляется много разноориентированных включений светло-серых тонкоплитчатых или массивных алевролитов. Местами наблюдается ожелезнение, окрашивающее породу в желтый или рыжеватый цвет. Мощность 1.5 м.

3. Слабосцементированный алевролит, переполненный отпечатками растений. Мокрая порода имеет темно-коричневый цвет, сухая — светло-коричневый. При высыхании плитки алевролита рассыпаются в мелкую крошку. Отпечатки на них представляют в основном листья покрытосеменных растений. В верхней части слоя количество отпечатков уменьшается, порода становится более плотной, приобретает светло-серый цвет. Мощность 0.1 м.

4. Светло-серые алевролиты. В мокром состоянии становятся темно-серыми с зеленоватым или коричневатым оттенком. В нижней части слоя на интервале мощности 1—2 см встречаются отпечатки листьев покрытосеменных растений, определенные как *Trochodendroides* sp., *Paraprotophyllum* sp., *Celastrophyllum* sp., *Platanus* sp. Мощность 0.15 м.

5. Бурые алевролиты, переполненные отпечатками растений (аналогичны слою 3). Порода насыщена измененным органическим веществом, в мокром состоянии имеет ярко коричневый цвет. Нижняя граница слоя резкая и ровная, ориентирована в пространстве субгоризонтально. Мощность 0.25 м.

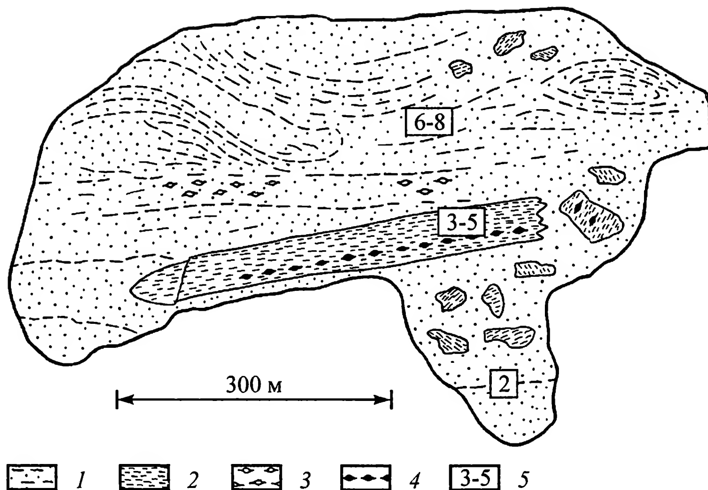


Рис. 3. Зарисовка обнажения в северной стенке восточной выемки карьера (место сборов образцов А5).

1 — чередование песчаников, различающихся по плотности и составу (штрихами показана ориентировка слоистости); *2* — алевролиты, слагающие блоки; *3* — места наибольшей концентрации отпечатков листьев в песчаниках; *4* — местоположение отпечатков в алевролитах; *5* — номера слоев в описании разреза.

В сделанных нами расчистках видно, что алевролиты, описанные под № 3—5, слагают не прослой или линзу, а блок пород длиной 3.5—4 м (рис. 3). Он ориентирован в пространстве несколько иначе, чем толща в целом. Возле правого окончания этого своеобразного «ксенолита» был обнаружен еще один блок алевролитов размером 0.5 × 0.7 м и толщиной 0.15 м. Слои в нем наклонены под углом около 45°.

6. Песчаник светло-серый, на ожелезненных участках желтый или рыжеватый. В целом он почти не отличается от пород основания разреза. В нижней части присутствуют включения светло-серых плитчатых алевролитов, ориентированные в основном по наслоению. Местами этот довольно рыхлый песчаник содержит многочисленные отпечатки листьев покрытосеменных растений. Песок вокруг листьев более плотно сцементирован и поэтому отпечатки при выветривании естественно препарируются, начиная выделяться на поверхности обнажения. Отпечатки не всегда приурочены к плоскостям наслоения, часто они ориентированы под различными углами в массе песчаника. Среди них преобладают листья *Paraprotophyllum* sp., *Trochodendroides* sp., *Platanus* sp., *Celastrophyllum* sp.

В месте составления разреза мощность этих пород составляет 0.1—0.15 м.

7. Относительно плотные светло-серые или рыжеватые (на ожелезненных участках) песчаники. Содержат включения алевролитов, ориентировка которых в целом совпадает с залеганием слоя. В одном из них, расположенном близ подошвы слоя, обнаружены *Ginkgo* ex. gr. *adiantoides* и *Platanus* sp. Видимая мощность 1.5 м.

8. Светло-серые относительно плотные песчаники, образующие при выветривании тонкую плитку по слоистости. Этот слой выражен нечетко. Видимая мощность 0.2—0.3 м.

Выше залегают четвертичные отложения (почва). Общая мощность описанного разреза составляет около 6 м.

Основная масса собранных отпечатков растений хорошей сохранности происходит из соседней выемки этого же карьера (местонахожение А2, рис. 2). Расстояние по прямой между местонахождениями составляет около 80 м. Коренные породы вскрыты расчисткой около 12 м дл. и 1.5 м глубиной. В нижней части расчистки (около 0.5 м мощности) порода похожа на брекчию — обломки и блоки относительно плотных песчаников и алевролитов заключены в массе более рыхлого песчаника (песка). Почти на всем протяжении по границам включений развито ожелезнение: они имеют желтый или рыжеватый цвет. Блоки пород ориентированы по-разному, но преобладает все-таки субгоризонтальная ориентировка. Наиболее крупные из них имеют длину до 1.0—1.5 м, мощность же редко превышает 0.10—0.15 м. Из них происходит большинство находок отпечатков растений

удовлетворительной сохранности. По предварительным определениям они представляют не менее 15 видов, среди которых наиболее характерны папоротники (*Heroleandra* и *Asplenium*), хвойные (*Sequoia*) и разнообразные цветковые (*Paraprotophyllum*, *Trochodendroides*, *Menispermites, Araliaephyllum*, *Celastrophyllum, Liriodendrites*).

В средней и верхней части стенки расчистки количество включений алевролитов уменьшается. Вмещающий песчаник становится как бы более слоистым — наблюдается чередование относительно более плотных и рыхлых разностей. Иногда слоистость подчеркивается плитчатой отдельностью.

Осмотр соседних карьеров показал, что набор пород всюду одинаков. Это позволяет предположить, что отпечатки растений, собранные предыдущими исследователями, происходят из подобных же включений алевролитов на близком (в пределах нескольких метров) стратиграфическом уровне.

Как же могла образоваться столь странная форма сохранения остатков растений — не в прослоях и линзах, а в блоках? Не следует ли считать включения алевролитов чужеродными обломками в песчаниковой толще?

Предварительное определение собранного материала показало, что в песчаниках и алевролитах содержатся одни и те же виды растений. Материал включений довольно мягкий (легко режется ножом), так что любое механическое воздействие на блоки неминуемо привело бы к их дезинтеграции, а в потоке воды они, вероятно, были бы просто размыты. Да и трудно представить себе водный перенос мягкой трехметровой плиты толщиной всего лишь полтора десятка сантиметров. Торцевые окончания блоков иногда имеют зигзаго- или пальцеобразную форму, их ори-

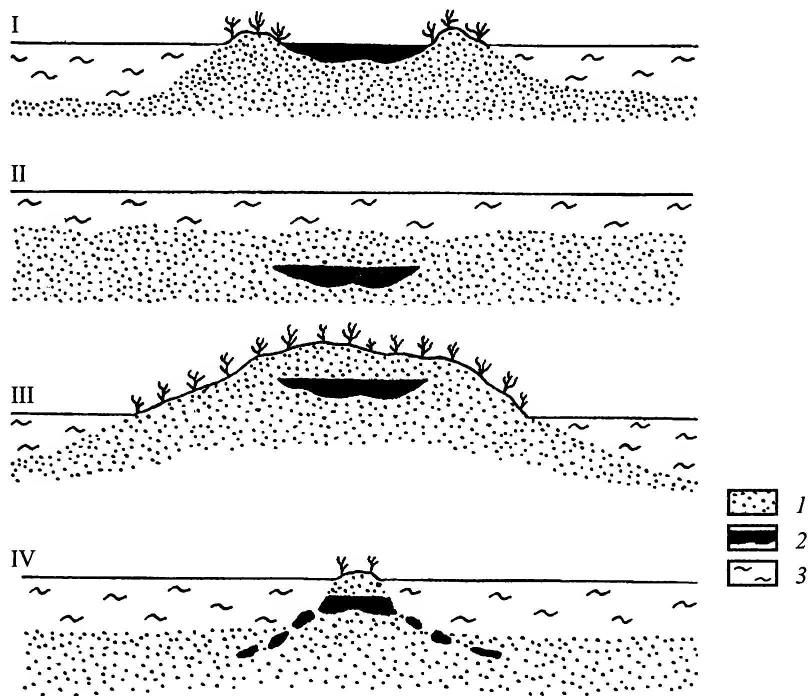


Рис. 4. Реконструкция процесса формирования антибесского захоронения растений.
I — накопление глин, II — погребение глинистой линзы в толще песка, III — осушение и уплотнение материала, IV — размыв и оползание; *1* — пески, *2* — глины, *3* — вода.

ентировка в пространстве чаще субгоризонтальная — соответствующая общему залеганию толщи.

Можно предположить, что накопление песков происходило в дельте крупного водотока. Оно было достаточно быстрым и равномерным, о чем свидетельствуют однородность обломочного материала, крупные элементы косой слоистости, а также нередкое сохранение отпечатков растений в различных плоскостях. О близости моря говорит фрагмент раковины двустворчатого моллюска с грубой скульптурой, обнаруженный в южной части восточной выемки изученного карьера (точка А5д на рис. 2).

В пределах этой дельты, вероятно, существовали возвышенные участки, куда песчаный материал не поступал, а попадал только глинистый. Осадконакопление здесь шло значительно медленнее, что способствовало концентрации остатков растений. Дезинтеграция и локальное перемещение отложившегося глинистого слоя произошли, вероятно, в результате оползневых процессов — возвышенный участок дна начал размываться у основания (рис. 4). Литологический состав пород и характер захоронения растений позволяют предположить, что процессы, показанные на рисунке, шли достаточно быстро, возможно, в течение десятков или сотен лет. Вряд ли здесь стоит говорить о смене тектонического режима, опусканиях или поднятиях. Скорее, речь может идти об отступлении и возвращении основного русла реки или крупной протоки.

Систематический состав и возраст антибесской флоры

Определение систематического состава антибесской флоры и ее возраста сделаны на основе изучения новых коллекций и ревизии данных предыдущих исследователей (Хахлов, 1930; Черепнин, 1940; Байковская, 1957; Ананьев, 1955; Лебедев, 1962). Их коллекции, к сожалению, не сохранились. Антибесский флористический комплекс представлен в основном цветковыми растениями (см. таблицу-вклейку). Найдено только 2 вида папоротников — *Asplenium dicksonianum* Heer и *Heroleandra* sp., а из голосеменных *Ginkgo* ex. gr. *adiantoides* (Ung.) Heer и *Sequoia* sp. Среди цветковых наиболее характерными являются роды *Trochodendroides* и *Paraprotophyllum*. Отпечатки листьев этих таксонов встречаются в большом количестве и часто образуют листовые кровли. Род *Trochodendroides* представлен округлыми, сердцевидными и эллиптическими морфотипами мелких и средних размеров. Предыдущие исследователи определяли на материале этого рода около 8 видов, которые относили, кроме рода *Trochodendroides,* к родам *Populus, Zizyphus* и *Paliurus*. В действительности в антибесской флоре, вероятнее всего, присутствует один вид рода *Trochodendroides*, по морфологии сходный с *T. zizyphoides* Budants. из турон-коньякской вилюйской флоры и туронской флоры Новосибирских островов. Вместе с листьями *Trochodendroides* встречаются остатки мелких плодов *Nyssidium*.

Листья *Paraprotophyllum* ранее включались в состав родов *Pseudoprotophyllum* или *Viburnum* (Черепнин, 1940; Лебедев, 1962). Кроме рода *Paraprotophyllum* платановые в антибесской флоре представлены мелкими ромбовидными листьями рода *Platanus*.

Другие таксоны, такие как *Liriodendrites, Menispermites, Araliaephyllum, Cissites, Celastrophyllum*, и несколько неопределенных цельнокрайных морфотипов встречаются значительно реже и обычно представлены фрагментарными остатками.

Кроме перечисленных выше таксонов в работах Хахлова (1930) и Ананьева (1955) приводятся фотографии различных листьев, которые описаны под современными родовыми названиями *Prunus, Protophyllum, Magnolia, Juglans, Alnus, Ficus, Populus, Acer*. Все они имеют плохую сохранность и не могут быть переопределены без образцов, которые не сохранились. По нашим данным, современные роды цветковых практически не встречаются в антибесской флоре.

Наиболее характерной особенностью антибесского комплекса большинство предыдущих исследователей считало обилие листьев троходендроидесов. На этом основании антибесскую флору сближали с цагаянской и рассматривали как самое верхнее звено развития меловой флоры Сибири, датируя данием или маастрихтом-данием (Ананьев, 1955; Лебедев, Маркова, 1962; Байковская, 1957). Ошибочные определения образцов плохой сохранности, отнесенных к современным родам *Acer, Prunus, Juglans, Alnus, Populus,* также способствовали омоложению возраста антибесской флоры.

В настоящее время установлено, что род *Trochodendroides* характерен не только для флор датского возраста. Он начинает развиваться в Сибири с сеномана и составляет значительную долю во всех флорах верхнего мела (Головнева, 2005). Таким образом, этот род не может служить точным индикатором возраста. Вид *Trochodendroides zizyphoides*, с листьями которого наши находки имеют наибольшее сходство, характерен для турон-коньякской флоры Вилюя и туронской флоры Деревянных гор на о-ве Новая Сибирь. Наряду с остатками листьев *Trochodendroides* в антибесском захоронении доминируют листья рода *Paraprotophyllum*. Последний характерен для туронских и коньякских флор Сахалина, Северо-Востока и Восточной Сибири (Герман, Лебедев, 1991; Герман, 1994; Головнева, 2005).

Кроме прочего, следует учитывать, что флороносные слои антибесского местонахождения залегают стратиграфически выше симоновской свиты. С касской флорой туронского возраста из верхнесимоновской подсвиты антибесская флора не имеет общих таксонов, кроме таких широкораспространенных форм, как *Asplenium dicksonianum, Ginkgo* ex gr. *adiantoides* и *Menispermites* (Головнева, 2005). Антибесская флора также значительно отличается от сымской флоры из верхней части сымской свиты. Для последней характерно доминирование узколистных нелопастных платановых и обилие хвойных из таксодиевых и кипарисовых. Возраст сымской свиты в целом определяется как коньяк-маастрихт на основании палинологических данных (Булынникова и др., 1968). По систематическому составу и стратиграфическому положению возраст антибесской флоры может быть оценен как нижнесенонский, вероятнее всего, коньякский.

В отличие от предыдущих исследователей (Лебедев, 1955; Лебедев, Маркова, 1962) мы полагаем, что антибесский комплекс растений характеризует самостоятельный этап развития позднемеловой флоры Западной Сибири более древний, чем сымский.

Заключение

Растительные остатки антибесского флористического комплекса происходят в основном из блоков глинистых пород, которые являются автохтонными по отношению к вмещающим песчаным отложениям.

Проведенные наблюдения позволяют предположить, что захоронение растений Антибес сформировалось в относительно спокойных условиях аллювиального

осадконакопления приморской низменности. Вероятно, оно отражает растительный мир невысоких, эпизодически возникающих и исчезающих островов в дельте крупной реки или в лимане.

Анализ систематического состава и стратиграфического положения позволяют датировать антибесскую флору ранним сеноном, вероятнее всего, коньяком. По своему составу антибесский флористический комплекс значительно отличается от сымского комплекса из верхней части сымской свиты, и рассматривается нами как самостоятельный этап развития меловой флоры Сибири.

Благодарности

Работы были выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-01227).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьев А. Р. К изучению меловых отложений Чулымо-Енисейского бассейна // Уч. зап. Томского гос. ун-та им. В. В. Куйбышева. 1947. № 3. С. 3—20

Ананьев А. Р. Антибесский комплекс // Атлас руководящих форм ископаемой фауны и флоры Западной Сибири. М., 1955. С. 205—209

Байковская Т. Н. Верхнемеловые флоры Северной Азии // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8. 1956. Вып. 2. С. 49—181.

Байковская Т. Н. О верхнемеловых флорах Чулымо-Енисейского бассейна // Сб. «Памяти А. Н. Криштофовича». М.; Л., 1957. С. 65—99.

Буданцев Л. Ю. Фитостратиграфические комплексы позднего мела Лено-Вилюйского и Чулымо-Енисейского бассейнов как основа для межрегионального сопоставления континентальных отложений // Стратиграфия нижнемеловых отложений нефтегазоносных областей СССР. Л., 1979. С. 149—162.

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Вахрамеев В. А. Юрские и меловые флоры и климаты земли. М., 1988. 214 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 430).

Геологическая карта СССР масштаба 1 : 200 000. Серия Кузбасская. Лист О-45-XXXIV. Объяснительная записка. Сост. Ю. Б. Файнер. Ред. С. Ф. Дубинкин. М.: Недра, 1964. 76 с.

Герман А. Б., Лебедев Е. Л. Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки. М., 1991. 161 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 468).

Герман А. Б. Разнообразие меловых платанообразных Анадырско-Корякского субрегиона в связи с изменениями климата // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 4. С. 62—77.

Головнева Л. Б. Формирование меловой бореальной флоры цветковых в Северной Азии // Современные проблемы палеофлористики, палеофитогеографии и фитостратиграфии. Тр. Междунар. палеоботанической конф. Москва, 17—18 мая 2005 г. (Отв. ред. М. А. Ахметьев, А. Б. Герман). М., 2005. Вып. 1. С. 78—83.

Лебедев И. В. Меловая система // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М., 1955. С. 183—186.

Лебедев И. В. Верхнемеловые растения // Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири. 1962. С. 237—282. (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 22).

Лебедев И. В., Маркова Л. Г. Очерк развития верхнемеловой флоры Западной Сибири // Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири. М., 1962. С. 229—236. (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 22).

Решения совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем Сибири. М., 1959. 31 с.

Решения 5-го межведомственного стратиграфического совещания по мезозойским отложениям Западно-Сибирской равнины (Тюмень, 14—18 мая 1990 г). Тюмень, 1990. 53 с.

Хахлов В. А. Остатки третичной флоры с разъезда Антибес // Изв. Западно-Сибирского отдел. Геол. ком. 1930а. Сер. 10. Вып. 2. С. 37—46.

Черепнин В. К. Новые данные о возрасте антибесской ископаемой флоры покрытосеменных растений // Тр. Конф. по изучению и освоению производительных сил Сибири. 1940. Т. 2. С. 431—442.

SUMMARY

The Antibes floristic assemblage comes from the lower part of the Sym Formation, that is distributed in the south-eastern part of Western Siberia. This flora contains ferns, ginkgos, conifers and angiosperms with predominance of genera *Sequoia, Trochodendroides* and *Paraprotophyllum.* Fossiliferous beds crops out in several quarries near Antibes settlement in Kemerovo Region. On the basis of stratigraphic position and comparison with other Late Cretaceous floras of Northeastern Asia, the age of the Antibes flora can be estimated as the Late Senonian (Coniacian). Plant remains in the Antibes locality were found mainly in autochthon blocks of siltstone included in sandstones. Taphonomic analysis allows supposing that these strata were accumulated mostly in quite alluvial environments on vast lowland. The Antibes floristic assemblage probably reflects the vegetation of low islands periodically emerged in estuaries or deltas of big rivers.

The new combination *Paraprotophyllum antibessiense* (Tscherepnin) Golovn., comb. nov. is established.

УДК 581.1 (470.21) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 6

© О. В. Шпак, Н. Ю. Шмакова, Л. М. Лукьянова

CO_2-ГАЗООБМЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МХОВ В ХИБИНАХ

O. V. SHPAK, N. Yu. SHMAKOVA, L. M. LUKYANOVA. CO_2-EXCHANGE OF SOME MOSS SPECIES IN KHIBINY MOUNTAINS

Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина,
Кольский научный центр РАН
184256 Кировск-6, Мурманская обл.
Тел/Факс (81531)51436
E-mail: shmanatalya@yandex.ru
Поступила 16.01.2008
Окончательный вариант получен 05.12.2008

Исследовали CO_2-газообмен (наблюдаемый фотосинтез) у мхов, являющихся доминантами и содоминантами растительных сообществ Хибин. Наибольшие величины наблюдаемого фотосинтеза (на сухую массу) выявлены у мхов избыточно увлажненных местообитаний, наименьшие — у ксерофита, обитающего на голых валунах. Интенсивность ассимиляции CO_2 одноименных видов в лесном поясе выше, чем в горной тундре. Сезонная динамика выражена нечетко, что, по-видимому, связано со спецификой организации гаметофита. В суточной динамике выявлены различия, связанные с природой мхов — у эктогидрильных видов с повышением температуры и освещенности интенсивность наблюдаемого фотосинтеза снижается сильнее, чем у эндогидрильных. Круглосуточная ассимиляция CO_2 в условиях полярного лета не обнаружена. Величины CO_2-газообмена мхов сопоставимы с таковыми вечнозеленых кустарничков и некоторых травянистых многолетников Хибин.

Ключевые слова: мхи, CO_2-газообмен (наблюдаемый фотосинтез, ассимиляция CO_2), сезонная и суточная динамика, фотосинтетическая продуктивность.

В последнее время в связи с прогнозируемым потеплением климата возрос интерес к содержанию и балансу углерода в различных тундровых экосистемах. Однако внутри этой проблемы вопросы количественного вклада разных биотических компонентов углеродного цикла освещены слабо. Для северных экосистем значителен вклад мохово-лишайникового яруса в первичную продукцию лесных и тундровых растительных сообществ (O'Neill, 2002; Turetsky, 2003; Шмакова, 2006; Кнорре и др., 2007). Мохообразные являются очень чувствительным элементом даже к небольшим изменениям условий среды (Андреева, 1990; Яковлева и др., 2001; Bharali, Bates, 2004), которые часто не отмечены у сосудистых растений. Однако отсутствие надежных методик определения прироста у многих видов мхов приводит к недооценке их вклада в расчеты продуктивности сообществ. Применение эколого-физиологического подхода в этом вопросе позволит корректно оценить роль

мхов в годичном депонировании углерода и понять особенности их адаптации и повышения устойчивости к неблагоприятным условиям Крайнего Севера.

В Хибинах, несмотря на небольшой перепад высот над уровнем моря, различия по характеру растительности весьма значительны: лесной пояс (редкостойный елово-березовый лес) расположен у подножия горы, а при подъеме на 300—400 м, выше березового криволесья, древесные растения исчезают и в поясе кустарничковых, кустарничково-моховых и кустарничково-лишайниковых тундр климатические условия сильно меняются — это открытые пространства, где освещенность по сравнению с лесным поясом заметно больше, а температура в среднем ниже, но в ясные солнечные дни бывает на 5—8 °С теплее, чем в лесу. Даже в период полярного дня в связи с особенностями рельефа горной местности в светлые ночные часы прямого солнечного освещения в нижней части лесного пояса нет, освещенность резко снижается с заходом солнца за вершины гор. Снег в горной тундре стаивает в среднем на 10—15 дней позже, а заморозки начинаются на 10—12 дней раньше, чем в лесу, и могут возникать практически в любой день лета.

Листостебельные мхи, самый крупный класс мохообразных, встречаются повсеместно от полярных пустынь Арктики до оазисов среди антарктических льдов. Во флоре Хибин мхи представлены 288 видами против 449 видов сосудистых растений (Белкина, Лихачев, 2001; Костина, 2005) и являются доминантами и содоминантами многих растительных сообществ. Экологическое своеобразие и особое значение мхов в природных процессах во многом зависит от присущих им групповых форм роста, благодаря чему на больших площадях они создают рыхлые или плотные покровы разной мощности, оказывая существенное влияние на обеспеченность суши влагой. Наиболее обширным и полиморфным из мхов является подкласс бриевых (*Bryidae*), представители которого были выбраны для работы. Главной особенностью мхов является преобладание в жизненном цикле гаметофита над спорофитом. Гаметофит принимает на себя выполнение функций фотосинтеза, водоснабжения, минерального питания. Он не имеет выраженных стадий развития. Спорангии развиваются на гаметофите и после разбрасывания спор опадают, составляя весьма незначительную долю фитомассы (Bisang, Ehrlen, 2002). Бриофиты отличаются высокой толерантностью к факторам среды, что позволяет им заселять такие поверхности, на которых семенные растения не могут существовать. По способу поглощения и сохранения влаги W. B. Schofield (1985) и M. C. F. Proctor (2002) выделяют следующие группы: эндогидрильные — мхи, у которых поглощение воды и минеральных веществ в большей степени происходит по внутренней системе тканей гаметофита; эктогидрильные — поглощение веществ большей частью поверхности гаметофита; миксогидрильные — сочетают оба способа поглощения.

Целью работы было изучение особенностей CO_2-газообмена некоторых видов мхов разной экологической приуроченности для оценки их роли в продуктивности растительных сообществ Хибин.

Материал и методика

Для исследования были выбраны 10 видов мхов, распространенных в сообществах разных растительных поясов Хибин и относящихся к различным экологическим группам: *Polytrichum commune* Hedw. (мезогигрофит), *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G. L. Sm., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B. S. G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum majus* Sm., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske — ме-

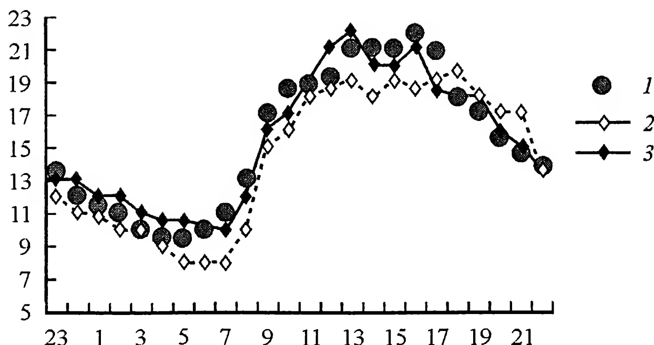


Рис. 1. Температура воздуха (°С) в камере газоанализатора и местообитаниях мхов.

1 — в листовой камере, *2* — в горной тундре, *3* — в лесном поясе. По оси абсцисс — часы суток; по оси ординат — температура, °С.

зофиты, *Pohlia wahlenbergii* (Web. et Mohr) Andrews in Grout. (гигрогидрофит), *Bryum weigelii* Spreng. (гидрофит), *Polytrichum piliferum* Hedw. (ксерофит), *Racomitrium microcarpon* (Hedw.) Loeske (ксеромезофит). Латинские названия видов даны по М. С. Игнатову, О. М. Афониной (1992).

Согласно классификации W. B. Schofield (1985) и M. C. F. Proctor (2002), виды семейств *Polytrichaceae*, *Pohlia wahlenbergii* — эндогидрильные, виды сем. *Hylocomiaceae* эктогидрильные, для остальных исследуемых видов данных в литературе нет.

Образцы мхов отбирали регулярно через 10—12 дней в течение вегетационных сезонов 2005—2007 гг., как правило в 10—11 ч (для суточных опытов — каждые 1.5—2 ч в течение суток). Пробы доставляли на площадку вблизи лаборатории для измерения интенсивности CO_2-газообмена, где уровни освещенности (измерения с помощью люксметра Ю-117 в килолюксах, клк) и температуры соответствовали таковым в местах произрастания видов. На рис. 1 приведены кривые изменения температуры воздуха непосредственно в местообитаниях и в листовой камере газоанализатора. Можно видеть, что в течение суток температура воздуха в листовой камере незначительно отличалась от таковой в лесном поясе, на 1—3 градуса превышая температуру в горной тундре только в околополуденные часы, когда освещенность в ясный день резко увеличивалась.

Определения наблюдаемого фотосинтеза (НИФ) проводили с помощью инфракрасного газоанализатора ГИАМ-15-М (Вознесенский, 1989). Для каждого вида

ТАБЛИЦА 1

Характеристика вегетационного периода

Показатели	2005 г.		2006 г.		2007 г.	
	л. п.	г. т.	л. п.	г. т.	л. п.	г. т.
Период вегетации, дни	111	—	76	72	102	93
Среднесезонная температура воздуха, °С	9.6	—	8.8	7.3	11	9.7
Сумма активных температур, °С	838	—	628	408	963	686
Количество осадков за период вегетации, мм*	279.7		180.1		321.7	

Примечание. л. п. — лесной пояс; г. т. — горная тундра; прочерк — отсутствие данных; * — данные, предоставленные Цехом лавинной безопасности ОАО «Апатит».

мха выполнено 16—57 определений. Результаты выражали в мг CO_2/г сухой массы ассимилирующих органов в час.

Описание местообитаний мхов (лесной пояс, березовое криволесье и горная тундра) дано в предыдущих публикациях (Шпак, 2008; Шпак и др., 2008).

В течение вегетационных сезонов, в местах, где отбирали образцы мхов, фиксировали температуру воздуха. Как видно из табл. 1, наиболее теплым и влажным оказался 2007 г., когда средняя за вегетацию температура воздуха была на 1.5 и 2.2 °С выше таковых в 2005 и 2006 гг., и осадков выпало в 1.2 и 1.8 раза больше, чем в 2005 и 2006 гг. соответственно. В лесном поясе длина периода вегетации и сумма активных температур воздуха значительно превышают таковые в горной тундре.

Статистическая обработка данных проведена с помощью стандартного пакета программ «Statistica 5.5» и «Microsoft Excel».

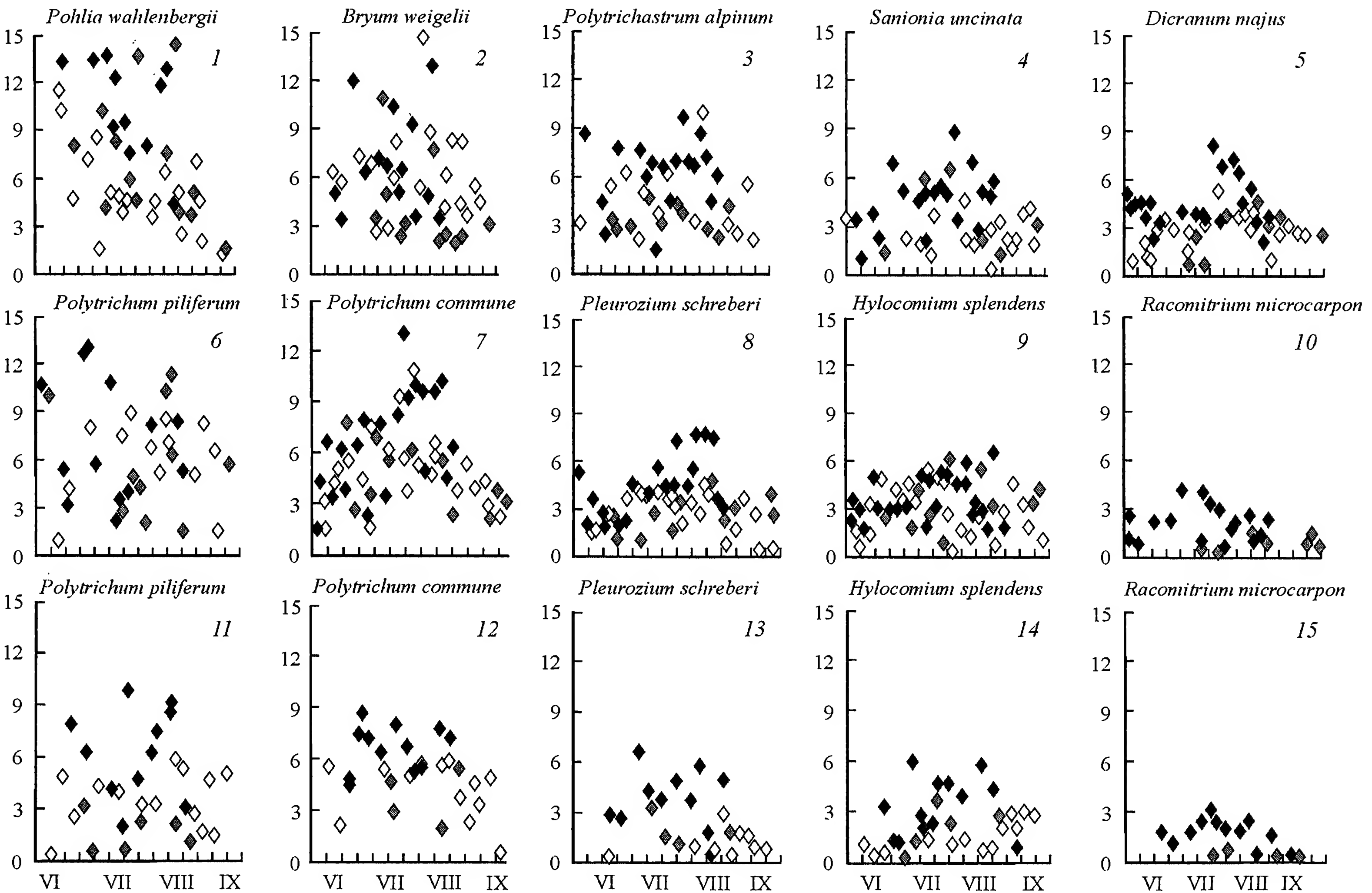
Результаты и обсуждение

В течение вегетационного периода у исследуемых видов мхов колебания величин фотосинтеза довольно велики. Сразу после схода снега (конец мая, начало июня) и в конце сентября—октябре (заморозки на почве, низкая облачность) у большинства мхов ассимиляция CO_2 несколько понижена (рис. 2). У мхов фенологические фазы развития выражены нечетко, в течение вегетации идет лишь довольно равномерное нарастание фитомассы, поэтому у них в отличие от сосудистых растений сложно выявить четко выраженную *сезонную динамику* CO_2-газообмена. На отсутствие или слабую динамику поглощения CO_2 у мхов указывает R. E. Longton (1988), считая, что сезонные изменения связаны главным образом с колебаниями уровня факторов среды (свет, влага, температура).

Величины интенсивности фотосинтеза распределяются в соответствии с особенностями температурного и водного режимов в годы исследования: самые высокие уровни фотосинтеза приходятся на теплый и влажный 2007 г. (табл. 1; рис. 2).

Наблюдения за сезонными колебаниями различных показателей жизнедеятельности дают возможность выявить средние величины, которые при достаточно большом количестве определений в течение сезона используются для характеристики вида или группы видов. Данные о максимальной фотосинтетической способности показывают предел, к реализации которого вид стремится. Эта величина наследственно обусловлена для каждого вида и обычно проявляется при оптимальном сочетании факторов внешней и внутренней среды (Вознесенский, 1977; Слемнев, 1988).

Средние и максимальные за три года исследований величины интенсивности CO_2-газообмена (табл. 2) позволяют разделить виды на группы, которые соответствуют либо их принадлежности к таксономической единице, либо условиям местообитания и морфологии. Так, в лесном поясе самым высоким уровнем ассимиляции CO_2 выделяется *Pohlia wahlenbergii*, гигрогидрофит, эндогидрильный вид, особи которого почти в течение всего сезона вегетации находятся в проточной воде прируслового ручья в значительном затенении и гидрофильный мох *Bryum weigelii*. В эту же группу входят виды сем. *Polytrichaceae* — эндогидрильные мхи с одревесневшим стеблем, хорошо удерживающие влагу. Вторая группа — виды сем. *Hylocomiaceae*, эктогидрильные мхи, легко теряющие влагу при недостатке ее в почве и воздухе, и два мезофита (*Dicranum majus* и *Sanionia uncinata*), образующие плотные дерновинки, сохраняющие влагу. Низкий уровень интенсивности поглощения CO_2 в течение всего сезона обнаружен у ксерофитного мха *Racomitrium microcarpon,* обитающего на валунах, где, вероятно, существует дефицит не только влаги,



Pohlia wahlenbergii
1
Bryum weigelii
2
Polytrichastrum alpinum
3
Sanionia uncinata
4
Dicranum majus
5
Polytrichum piliferum
6
Polytrichum commune
7
Pleurozium schreberi
8
Hylocomium splendens
9
Racomitrium microcarpon
10
Polytrichum piliferum
11
Polytrichum commune
12
Pleurozium schreberi
13
Hylocomium splendens
14
Racomitrium microcarpon
15
0
3
6
9
12
15
VI
VII
VIII
IX

Рис. 2. Сезонные изменения интенсивности поглощения CO_2 мхами (ось ординат, мг CO_2/г сухой массы в ч).

1—10 — в лесном поясе, *11—15* — в горной тундре. По оси абсцисс — месяцы года. 2005 г. — серые ромбы, 2006 г. — полые ромбы, 2007 г. — черные ромбы.

но и питательных веществ. В горной тундре одноименные виды имеют меньшие величины CO_2-газообмена, чем в лесном поясе, однако у *Polytrichum commune* и *Racomitrium microcarpon* фотосинтез ниже всего на 4—12 %, у остальных трех — на 26—34 %.

У видов первой группы в лесном поясе, лучше обеспеченных влагой и способных регулировать водный режим, не отмечен минимум CO_2-газообмена ниже 1 мг CO_2/г сухой массы в ч (табл. 2; рис. 2). Виды второй группы и *Racomitrium microcarpon* часто проявляют низкую интенсивность поглощения CO_2. У мхов в горной тундре низкий уровень фотосинтеза (менее 1 мг CO_2/г сухой массы в ч) встречается у всех видов, что, вероятно, связано с частыми резкими снижениями температуры (вплоть до заморозков), ингибирующими газообмен, и большей сухостью субстратов. По-видимому, для мхов условия обитания в лесном поясе более благоприятны, чем открытые пространства горных тундр.

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность CO_2-газообмена мхов, мг CO_2/г сухой массы в ч (средние данные за 2005—2007 гг.)

Показатели	*Pohlia wahlenbergii*	*Bryum weigelii*	*Polytrichum piliferum*	*Polytrichum commune*	*Polytrichastrum alpinum*
Лесной пояс					
Среднее	**7.1** ± 0.6	**5.9** ± 0.5	**6.4** ± 0.5	**5.3** ± 0.3	**5.0** ± 0.4
Минимум—максимум	1.2—14.4	2.0—14.9	0.9—12.8	1.5—12.6	1.5—9.9
Горная тундра					
Среднее			**4.2** ± 0.5	**5.1** ± 0.4	
Минимум—максимум			0.2—9.8	0.4—8.6	
Снижение интенсивности газообмена по сравнению с лесным поясом, %			34	4	

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Показатели	*Sanionia uncinata*	*Dicranum majus*	*Pleurozium schreberi*	*Hylocomium schreberi*	*Racomitrium-microcarpon*
Лесной пояс					
Среднее	**3.6** ± 0.3	**3.4** ± 0.2	**3.4** ± 0.2	**3.2** ± 0.2	**1.7** ± 0.3
Минимум—максимум	0.3—8.7	0.5—8.0	0.2—7.6	0.2—6.4	0.2—4.2
Горная тундра					
Среднее			**2.5** ± 0.4	**2.3** ± 0.3	**1.5** ± 0.2
Минимум—максимум			0.2—6.5	0.1—5.9	0.2—3.0
Снижение интенсивности газообмена по сравнению с лесным поясом, %			26	28	12

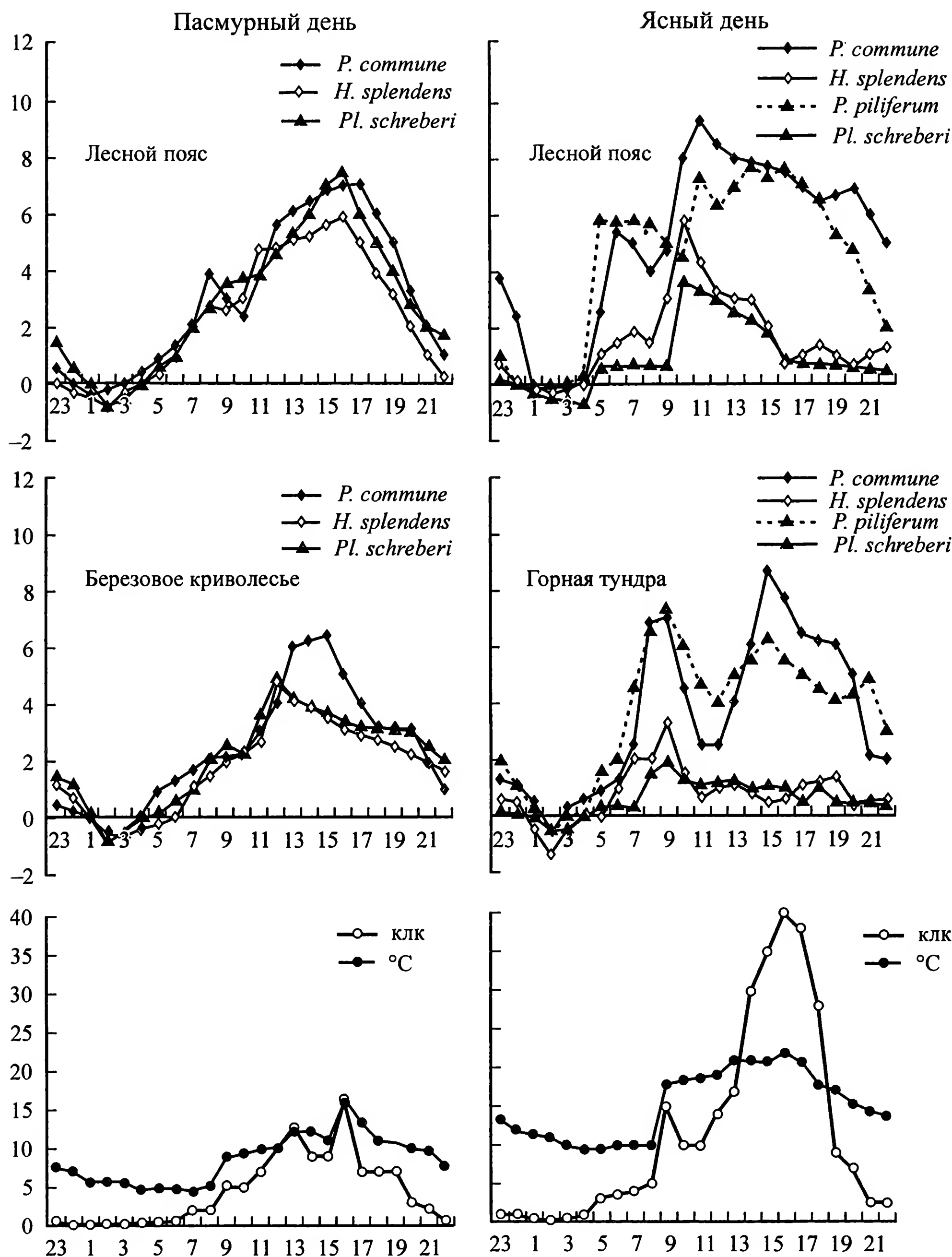


Рис. 3. Суточная динамика CO_2-газообмена мхов в разных местообитаниях.

По оси ординат — газообмен, мг CO_2/г сухой массы в ч; по оси абсцисс — время суток, ч; по оси ординат внизу — метеофакторы: освещенность, клк; температура воздуха, °C.

Особенности ассимиляционной деятельности растений можно рассмотреть по характеру *суточной динамики*, поскольку за относительно короткий период заметно меняется уровень таких важных факторов, как свет и температура. Ассимиляционная деятельность растений на Крайнем Севере протекает в условиях короткого полярного лета, которому присущи непрерывная инсоляция при незаходящем солнце и низкие температуры.

В период полярного дня с разными микроклиматическими условиями, исследовали два суточных хода (рис. 3) для 4 видов мхов: *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* — во всех растительных поясах, *Polytrichum piliferum* — в лесном поясе и горной тундре. В пасмурный день с кратковременными дождями температура воздуха не превышала 15 °С даже во время дневного максимума освещенности (15—18 клк). В ясный день с редкой облачностью максимум освещенности отмечен в 15—17 ч, по температуре воздуха значительная разница отмечена для периодов с 20 ч до 8 ч утра (10—14 °С) и с 9 до 19 ч (17—23 °С).

Дневные колебания интенсивности наблюдаемого фотосинтеза четко отражают изменения основных метеорологических факторов в дни опытов.

В пасмурный день содержание воды в ассимилирующих органах эктогидрильных (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) и эндогидрильных (*Polytrichum commune*) мхов не было ниже 55 %, а во время выпадения осадков увеличивалось до 83 %. Суточный ход изменений величин НИФ в обоих поясах у всех видов имеет вид одновершинной кривой. В лесном поясе максимум НИФ отмечен с 13 до 16 ч, что связано с подъемом освещенности и температуры до наиболее благоприятного сочетания внешних факторов (15 клк и 15 °С). Интенсивность ассимиляции CO_2 постепенно уменьшается после 17 ч в связи со снижением освещенности. Отрицательный CO_2-газообмен наблюдали с 24 до 4 ч, переход к положительным величинам приходится на 5 ч. Световой компенсационный пункт составляет 400 лк, что соответствует характеристикам теневых растений. В березовом криволесье у эктогидрильных мхов максимум НИФ отмечен в более ранние часы (около 12 ч) и по сравнению с лесным поясом ниже на 15—30 %. Период отрицательного CO_2-газообмена у видов этой группы более продолжителен, чем у *Polytrichum commune*. У эндогидрильного мха — различий в характере суточной динамики и максимуме НИФ между поясами не выявлено. В этот день корреляция интенсивности фотосинтеза с факторами среды (табл. 3) очень высока ($r = 0.82$).

Различия по форме кривых суточных ходов, по максимумам НИФ, проявились в ясный день: у видов сем. *Polytrichaceae* (эндогидрильные мхи) суточный ход имеет вид двухвершинной, а у видов сем. *Hylocomiaceae* (эктогидрильные мхи) — одновершинной кривой. Содержание воды в ассимилирующих органах колебалось

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты корреляции CO_2-газообмена мхов с освещенностью (клк) и температурой воздуха (°С) в течение суток

Вид	Пасмурный день				Ясный день			
	лесной пояс		березовое криволесье		лесной пояс		горная тундра	
	клк	°С	клк	°С	клк	°С	клк	°С
Polytrichum commune	0.90	0.95	0.89	0.82	0.62	0.81	0.80	0.71
P. piliferum	—	—	—	—	0.72	0.67	0.61	0.69
Hylocomium splendens	0.92	0.82	0.86	0.83	0.26	0.55	0.25	0.31
Pleurozium schreberi	0.92	0.89	0.82	0.82	0.38	0.67	0.51	0.64

в более широком пределе (чем в пасмурный день), особенно это проявилось у эктогидрильных мхов, где во время послеполуденного повышения температуры и освещенности оводненность снизилась до 21 %, у эндогидрильных — до 42 %. Потеря влаги у эндогидрильных мхов в лесном поясе и горной тундре составляла 10 и 8 %, у эктогидрильных — 25 и 15 % соответственно.

Виды сем. *Polytrichaceae* начинают интенсивно фотосинтезировать уже после 5 ч утра. Первый максимум в обоих поясах приходится на ранние часы (7—9), однако в горной тундре у этих видов величина НИФ выше, чем в лесном поясе. При повышении освещенности отмечен второй максимум (в 1.5 раза превышающий первый): в лесном поясе — в полуденные часы, а в горной тундре — около 15 ч. Эти виды проявляют высокую фотосинтетическую активность до 18—20 ч, до момента значительного снижения освещенности (3—5 клк). У видов сем. *Hylocomiaceae* в горной тундре максимум НИФ приходится на те же часы, что и у видов сем. *Polytrichaceae*, а в лесном поясе — сдвинут на предполуденные часы (10—11), когда сочетание факторов оптимально (15 клк, 18 °C). Спад поглощения CO_2 отмечен уже к 13 ч, а после 15 ч — уровень CO_2-газообмена стабилизируется вплоть до перехода к отрицательным значениям. Корреляция с факторами среды в этот день гораздо слабее, чем в пасмурный: у видов сем. *Polytrichaceae* — не превышает 0.81, а у видов сем. *Hylocomiaceae* очень мала или вовсе отсутствует (табл. 3).

Условия среды в лесном поясе в пасмурный день были более благоприятны для фотосинтеза эктогидрильных мхов, а в ясный день — для эндогидрильных. Такая разница в реакции на свет и температуру связана с тем, что жесткие и толстые листья видов сем. *Polytrichaceae* более устойчивы к потере влаги при нагреве, чем листья *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. Показатель сопротивления диффузии влаги из листьев *Polytrichum commune* в несколько раз выше по сравнению с некоторыми видами сосудистых растений (Thomas et al., 1996).

Планиметрирование графиков суточного хода CO_2-газообмена позволило рассчитать величины дневной продуктивности НИФ (рис. 4) и ночных затрат на дыхание. Самая высокая суточная фотосинтетическая продуктивность среди изученных видов в лесном поясе у *Polytrichum commune* в ясный день — 126 мг CO_2/г сухой массы, а в пасмурный — этот показатель на 40 % меньше. У видов сем. *Hylocomiaceae* фотосинтетическая продуктивность не превышает 71 мг CO_2/г сухой массы в сутки, причем в пасмурный день, на 31 % выше, чем в ясный. У одноименных видов в поясе березового криволесья, горной тундре суточная продуктивность ниже, чем в лесном поясе. Минимальная суточная продуктивность отмечена в горной тундре у эктогидрильных (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) мхов — не более 14—19 мг CO_2/г сухой массы. Доля ночного дыхания от суточной продук-

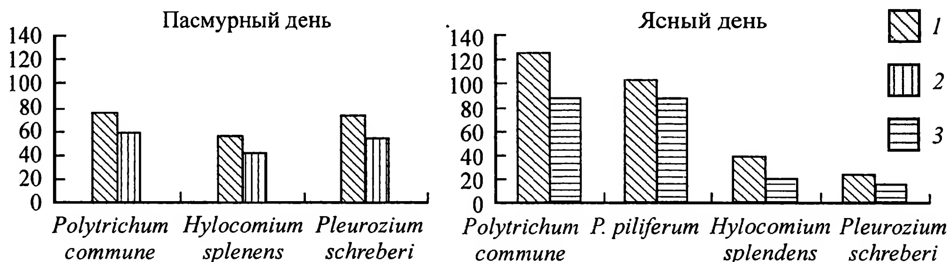


Рис. 4. Суточная фотосинтетическая продуктивность мхов (ось ординат, мг CO_2/г сухой массы).
1 — лес, *2* — криволесье, *3* — тундра.

тивности у эндогидрильных мхов составляет 0.4—2.4 %, у эктогидрильных — заметно увеличена (2—5.5 % в пасмурный день и 12 % в ясный день).

Общим для всех полученных суточных ходов является очень короткий период ночного выделения диоксида углерода. Даже в пасмурный день, когда с 21 до 5 ч освещенность падает до 0.1 клк, дыхание превалирует всего 3—4 ч. В литературе имеются разные мнения о возможности круглосуточного фотосинтеза у мхов. Так, круглосуточная ассимиляция CO_2 в условиях полярного лета была показана для арктических мхов (Нифонтова, 1970; Дьяченко, 1976; Schofield, 1985). С другой стороны, R. E. Longton (1988) не отмечает поглощения CO_2 у мхов в период с 23 до 2 ч, что совпадает с данными настоящей работы.

Полученные в суточных опытах данные хорошо согласуются с известными свойствами мхов, например теневыносливостью, что проявилось особенно четко у видов сем. *Hylocomiaceae* — в пасмурный день их фотосинтетическая продуктивность выше, чем в солнечный.

Заключение

Проведенные исследования показали, что у мхов в отличие от сосудистых растений сезонная ассимиляция CO_2 зависит в большей степени от сочетания основных факторов среды и уровня водного достатка, чем от фаз развития растения. Поэтому максимальные величины фотосинтеза могут быть приурочены к любому периоду вегетации. В суточной динамике CO_2-газообмена в полярный день круглосуточного фотосинтеза у мхов не обнаружено. В связи с особенностями поддержания водного баланса ассимилирующих органов эктогидрильные виды (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) с повышением температуры воздуха и освещенности значительнее снижают интенсивность фотосинтеза, чем эндогидрильные (виды сем. *Polytrichaceae*). Суточная фотосинтетическая продуктивность эндогидрильных мхов сравнима с таковыми величинами для кустарничков горно-тундровых сообществ Хибин (в среднем около 100 мг CO_2/г сухой массы), а эктогидрильных — не превышает 20—70 % этой величины.

Таким образом, вклад листостебельных мхов в первичную продуктивность горно-тундровых и лесных сообществ очевиден, и нельзя недоучитывать их долю при оценке количественных показателей углеродного баланса этих сообществ.

Благодарности

Авторы выражают благодарность О. А. Семихатовой и Т. Г. Масловой за редакционные замечания и консультации при подготовке материала к печати.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-97518).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Е. Н. Анатомо-морфологические аспекты реакций мхов на загрязнение // Влияние промышленного атмосферного загрязнения не состояние леса Кольского полуострова. Л., 1990. С. 131—133.

Белкина О. А., Лихачев А. Ю. Аннотированный список мхов (*Bryopsida*) // Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров) / Под ред. Н. А. Константиновой. Апатиты, 2001. С. 30—45.

Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений. Л., 1977. 256 с.

Вознесенский В. Л. Некоторые методологические основы исследования углекислотного газообмена растений // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 5—13.

Дьяченко А. П. Фотосинтез арктических мхов в естественных условиях // Экология. 1976. № 1. С. 92—95.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. М., 1992. Т. 1—2. С. 1—85.

Кнорре А. А., Кирдянов А. В., Ваганов Е. А. Изменчивость годичной продукции надземной фитомассы основных доминантов высокоширотных сообществ Центральной Сибири // Растит. ресурсы. 2007. Т. 43. Вып. 1. С. 3—17.

Костина В. А. Синантропизация растительности Хибинских гор (Мурманская область) // Горные системы и их компоненты. Нальчик, 2005. Т. 1. С. 180—182.

Нифонтова М. Г. К вопросу о потенциальном фотосинтезе некоторых растений лесотундры // Вопросы регуляции фотосинтеза. Свердловск, 1970. С. 180—191.

Слемнев Н. Н. Зависимость фотосинтеза растений от факторов внешней среды // Пустыни Заалтайской Гоби. Л., 1988. С. 159—173.

Шмакова Н. Ю. Формирование и трансформация органического вещества в растительных сообществах горной тундры Хибин. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 40 с.

Шпак О. В. Эколого-физиологическая характеристика некоторых видов мхов в Хибинах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2008. 23 с.

Шпак О. В., Шмакова Н. Ю., Жиров В. К. Годичная продукция некоторых видов мхов в Хибинах (Кольский полуостров) // Растит. ресурсы. 2008. Т. 44. Вып. 2. С. 50—55.

Яковлева О. В., Бузников А. А., Паутов А. А. и др. Морфолого-анатомическая характеристика *Hylocomium splendens* (*Hylocomiaceae, Musci*) — индикатора загрязнения лесов Карельского перешейка // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 52—62.

Bharali B., Bates J. W. Influences of extracellular calcium and iron on membrane sensitivity to bisulphate in the mosses *Pleurozium schreberi* and *Rhytidiadelphus triquetrus* // J. Bryology. 2004. Vol. 26. P. 53—59.

Bisang I., Ehrlen J. Reproductive effort and cost of sexual reproduction in female *Dicranum polysetum* // The Bryologist. 2002. Vol. 105. N 3. P. 384—397.

Longton R. E. Physiology // Biology of polar bryophytes and lichens. Cambridge, 1988. P. 95—106.

O'Neill K. P. Role of bryophyte-dominated ecosystems in the global carbon budget // Bryophyte biology. Cambridge, 2002. P. 344—368.

Proctor M. C. F. Physiological Ecology // The biology of bryophytes. 2002. P. 225—247.

Schofield W. B. Physiology; Ecology // Introduction to bryology. Department of Botany. University of British Columbia. 1985. P. 290—329.

Thomas R. J., Ryder S. H., Gardner M. J. et al. Photosynthetic function of leaf lamellae in *Polytrichum commune* // The Bryologist. 1996. Vol. 99. N 1. P. 6—11.

Turetsky M. R. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling // The Bryologist. 2003. Vol. 106. N 3. P. 395—409.

SUMMARY

The results of a study of carbon dioxide exchange in some mosses in Khibiny Mountains are presented. The seasonal dynamics of moss photosynthesis was not revealed due to specificity of gametophyte organization. The maximum of moss photosynthetic capacity is registered during the growing season under optimal environmental factors. The highest values of CO_2-exchange (on a dry weight basis) are obtained in hydrophilous mosses, whereas the xerophilous species demonstrate the lowest ones. The intensity of CO_2-exchange of the same species is higher in the forest belt that in mountain tundra. The diurnal dynamic of moss CO_2-exchange depends on species nature (with increasing temperature and illumination, the photosynthesis rate in ectohydric species falls faster than in endohydric ones). The photosynthesis in the night period of the polar day is not found in the mosses. The values of CO_2-exchange of the studied mosses are comparable with those of evergreen dwarf shrubs and perennial herbs in Khibins.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 581.9 (571.64)

 В. Ю. Баркалов[1], Х. Такахаши[2]

ПОДСЕМЕЙСТВО *MONOTROPOIDEAE* (*ERICACEAE*) НА РОССИЙСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ: ТАКСОНОМИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

V. Yu. BARKALOV, HIDEKI TAKAHASHI. SUBFAMILY *MONOTROPOIDEAE* (*ERICACEAE*) IN THE RUSSIAN FAR EAST: TAXONOMY AND DISTRIBUTION

[1] Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Тел. (4232) 310 410
Факс (4232) 310 193
E-mail: barkalov@ibss.dvo.ru
[2] The Hokkaido University Museum
Sapporo 060-0810, Japan
Поступила 30.07.2008

Приведены сведения по номенклатуре, экологии и распространению на российском Дальнем Востоке *Monotropastrum humile* и *Monotropa hypopitys* из подсем. *Monotropoideae* (*Ericaceae*). Исключается из состава флоры России *Monotropa uniflora*, как не подтвержденный гербарными материалами.
Ключевые слова: сем. *Ericaceae*, подсем. *Monotropoideae*, *Monotropa*, *Hypopitys*, *Monotropastrum*, российский Дальний Восток.

Подсем. *Monotropoideae* Jeps. (сем. *Ericaceae* Juss.) насчитывает 10 родов и 12 видов, распространенных в умеренных областях северного полушария, а также в горах тропиков, большинство из них — в Северной Америке. На российском Дальнем Востоке (РДВ), по данным А. П. Хохрякова и М. Т. Мазуренко (1991), встречаются 3 вида из 2 родов — *Monotropa* L. и *Monotropastrum* Andres. Нередко *Monotropa hypopitys* L. рассматривается в роде *Hypopitys* Hill. (Бобров, 1952; Черепанов, 1995).

В отечественной литературе (Бобров, 1952; Ворошилов, 1966, 1982, 1985; Алексеева, 1983; Хохряков, Мазуренко, 1991; Черепанов, 1995, и др.), несмотря на малочисленность представителей подсемейства, нет единого мнения ни в отношении таксономического состава группы, ни в отношении распространения видов на РДВ. Особенно неясны взаимоотношения представителей двух родов: *Monotropastrum humile* (D. Don) Hara и *Monotropa uniflora* L., которые в цветущем состоянии проявляют максимальное габитуальное сходство. В монографической обработке семейства *Ericaceae* для флоры РДВ (Хохряков, Мазуренко, 1991) *Monotropastrum globosum* H. Andres ex Hara (= *M. humile*) приводится только по литературным данным для Приморского края, южного Сахалина и южных Курильских островов. В примечании к виду авторы отмечают: «Для советского Дальнего Востока указывается японскими авторами (Sugawara, 1940; Kitagawa, 1979), однако достоверных сборов этого растения в наших гербариях пока не имеется, ибо отличить его по гербарному материалу от предыдущего вида [*Monotropa uniflora*, *прим. авторов*] не представляется возможным» (Хохряков, Мазуренко, 1991: 166). По их данным, *Monotropa*

uniflora распространен на юге Приморского края, Сахалине и южных Курильских островах, что не согласуется с исследованиями зарубежных авторов (Sugawara, 1940; Kitagawa, 1979; Wállace, 1975, Yamazaki, 1981; Haining, Wallace, 2005, и др.), которые не указывают этот вид для территории России. В связи с обработкой подсемейства для «Конспекта флоры российского Дальнего Востока» авторы настоящей статьи поставили перед собой цель выяснить, действительно ли оба эти вида встречаются в дальневосточном регионе России.

Для выяснения таксономического состава подсем. *Monotropoideae* и распространения видов на РДВ, помимо критической проработки литературных источников, нами проведено исследование как на гербарном материале в музее Хоккайдского университета (SAPS) и в Биолого-почвенном институте ДВО РАН (VLA), так и в природной среде на Сахалине, Курильских островах и в Приморском крае. Перечень изученных гербарных образцов дается ниже при видах.

Начиная с Ф. Шмидта (Schmidt, 1868), а затем В. Л. Комарова (Комаров, Клобукова-Алисова, 1932) в российских литературных источниках (Бобров, 1952; Ворошилов, 1966; Воробьев и др., 1966, 1974; Смирнов, 2002; Шлотгауэр, Крюкова, 2005, и др.) для РДВ приводились только два вида вертляницы — *Monotropa hypopitys* L. (= *Hypopitys monotropa* Crantz) и *M. uniflora* L. Японские ботаники (Sugawara, 1940; Tatewaki, 1957; Kitagawa, 1979) вместо *M. uniflora* указывали для этой территории *Monotropastrum globosum*. В. Н. Ворошилов (1966) первоначально рассматривал его в числе синонимов *M. uniflora*. Позже, когда Е. М. Егоровой (1981) на собственном материале было подтверждено распространение *M. globosum* на Сахалине, а также получены гербарные сборы Л. М. Алексеевой с о-ва Кунашир, он признал самостоятельность этого вида и привел его для южного Сахалина и южных Курильских островов (Ворошилов, 1982, 1985). Для юга Хабаровского края, Приморского края и о-ва Кунашир этот автор указывает *M. uniflora*. Л. М. Алексеева (1983), вслед за Ворошиловым, для Кунашира отмечает как *Monotropa uniflora*, так и *Monotropastrum globosum*, при этом последний вид ошибочно отнесен ею к числу новинок для флоры Сахалинской обл. В обработке Хохрякова и Мазуренко (1991) также приводятся оба этих вида.

Несмотря на внешнее габитуальное сходство, особенно в цветущем состоянии, различия *Monotropastrum humile* и *Monotropa uniflora* весьма существенные (рис. 1, 2). У *Monotropastrum humile* рыльце воронковидное, почти цельнокрайное, ярко-голубой окраски (в живом состоянии). Завязь одногнездная, со слабо заметными ребрами, тычиночные нити попарно сросшиеся при основании. Плод почти шаровидный, ягодообразный, 12—24 мм в диам. В отличие от него у *Monotropa uniflora*, судя по гербарию и литературным данным, рыльце также воронковидное, но со слабо городчато-лопастным краем, желтовато-буроватой окраски, завязь 4—5-гнездная, с более или менее заметными швами створок, плод — эллипсоидально-округлая коробочка, 10—15 мм шир. Высота растений *M. humile* 10—20 см, у *M. uniflora* достигает 30 см.

Среди изученных гербарных листов из Приморского и Хабаровского краев, Сахалина и Курильских островов мы не нашли образцов, соответствующих по признакам *Monotropa uniflora*, что подтверждает данные монографа G. D. Wallace (1975), по которым этот вид не приводится для России. В Гербарии музея Хоккайдского университета (SAPS) представлены сборы с Сахалина и Курильских островов только по *Monotropastrum humile*. Рисунок в работе Sugawara (1940, table 665), хотя в некоторой степени и схематичный, вполне соответствует этому виду. Распространение *M. humile* на материковой части РДВ согласуется с данными M. Kitagawa (1979), который приводит его для Уссури.

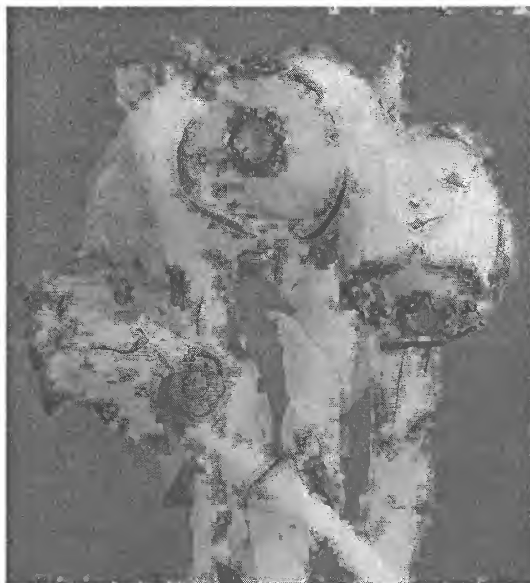


Рис. 1. Внешний вид *Monotropastrum humile*. Владивосток.
Фото Ю. Семейкина.

Что касается находки *Monotropa uniflora* в окрестностях Елизово на Камчатке (Бухалова, 2006, 2007), то этот вид приведен по недоразвитым растениям, по которым трудно установить видовую принадлежность. Необходимы более качественные гербарные сборы. Однако вопрос о нахождении вертляницы одноцветковой на РДВ остается открытым, поскольку неясно, на основании какого материала она показана для этой территории на схеме общего распространения, приведенной во «Flora of Alaska» (Hultén, 1968). Вполне можно допустить обнаружение этого вида на Сахалине и южных Курильских островах, поскольку он встречается на близлежащем японском о-ве Хоккайдо (Takita, 2001).

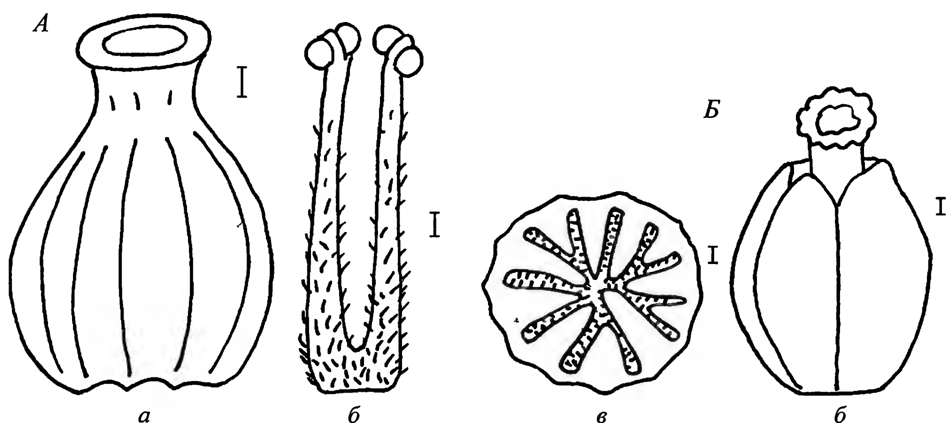


Рис. 2. *Monotropastrum humile* (*А*) и *Monotropa uniflora* (*Б*).
Monotropastrum humile: *а* — завязь, *б* — тычинки, *в* — поперечный разрез завязи. *Monotropa uniflora* — незрелая коробочка. Масштабная линейка — 1 мм.

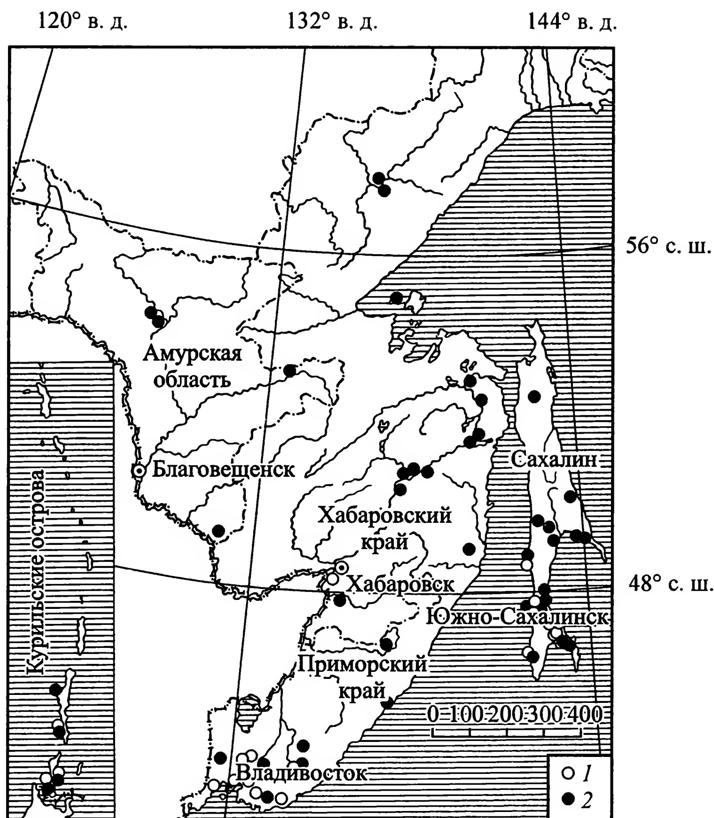


Рис. 3. Распространение *Monotropastrum humile* (*1*) и *Monotropa hypopitys* (*2*) на российском Дальнем Востоке.

Ниже приводятся данные по номенклатуре видов из подсем. *Monotropoideae*, их фитоценотической приуроченности и распространению. Распространение показано на рис. 3.

Род *MONOTROPASTRUM* Andres, 1936 in Handel-Mazzetti, Symb. Sin. 7 : 766

Олиготипный восточноазиатско-южноазиатский род с двумя видами: *M. humile* и *M. sciaphilum* (Andres) G. D. Wallace.

Monotropastrum humile (D. Don) Hara, 1961, J. Jap. Bot. 36 : 78; Баркалов, Таран, 2004, Раст. и живот. мир о-ва Сахалин, 1 : 47. — *Monotropa humile* D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal.: 151. — *Monotropastrum globosum* H. Andres ex Hara, 1938, J. Jap. Bot. 14 : 426; Tatewaki, 1957, Acta Horti Gotoburg. 21 : 106; Егорова, 1981, Бюл. Главн. бот. сада, 120 : 33; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 458; Алексеева, 1983, Фл. о-ва Кунашир: 79; Ворошилов, 1985, Флорист. иссл. в разных районах СССР: 185; Хохряков, Мазуренко, 1991, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 166; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. государств: 602. — *Monotropa uniflora* L. var. *pentapetala* Makino, 1926; J. Jap. Bot. 3 : 28; Sugawara, 1940, Ill. Fl. Saghal., 4 : 1457. — *M. uniflora* auct., non L.: Бобров, 1952, Фл. СССР, 18 : 20; Воро-

шилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 329; Ворошилов, 1982, цит. соч.: 458; Алексеева, 1983, цит. соч.: 79; Хохряков, Мазуренко, 1991, цит. соч.: 165; Черепанов, 1995, цит. соч.: 602.

Растет в темнохвойных и хвойно-широколиственных лесах, реже — в дубняках. В отдельные годы, как это нам приходилось наблюдать на о-ве Кунашир в 1985 г., местами встречается большими группами. На территории РДВ распространен в южной части Хабаровского края (Большехехцирский заповедник), в Приморском крае, на юге Сахалина и южных Курильских островах (острова Итуруп и Кунашир). Общий ареал вида охватывает страны Восточной (Китай, Корея и Япония) и Юго-Восточной Азии, включая о-в Суматра.

На столь протяженном ареале, видимо, полиморфный вид, судя по приведенной синонимике во «Flora of China» (Haining, Wallace, 2005). В Китае *Monotropastrum humile* распространен повсеместно и зацветает много раньше, чем *Monotropa uniflora*. Последний вид встречается там главным образом в южных провинциях.

Изученные образцы: **Хабаровский край**: Большехехцирский заповедник, правобережье р. Уссури, сопка Подушка, 30 VII 1984, А. Б. Мельникова (VLA). **Приморский край**: Никольско-Уссурийский уезд, водораздел рек Супутинки и Майхе за д. Кондратенковой, 20 VII 1927, В. Петров (VLA); Шкотовский р-н, Майхинское учебно-опытное лесничество, 4 VII 1929, М. Иванова (VLA); заповедник «Кедровая падь», ключ Горайского (правый приток р. Кедровой), 5 VII 1943, Б. П. Колесников (VLA); заповедник «Кедровая падь», на Сухореченском хребте близ верховья II Золотого ключа, 24 VI 1963, Т. И. Нечаева (VLA); заповедник «Кедровая падь», долина ключа Гарайского, 9 VII 1963, Т. И. Апарина (VLA); окр. Владивостока, ж.-д. станция Спутник, хр. Богатая Грива, 30 VI 1973, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч (VLA); окр. Владивостока, по р. Седанка, 13 VII 1975, И. Позолотина (VLA); Уссурийский заповедник, верховье р. Пейшулы, 30 VII 1975, Куренцова, Безбородова (VLA); Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», долина р. Кедровой, верхнее течение, 5 VII 1977, Р. И. Коркишко (VLA); Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», верховья ключа Гарайского, 12 VII 1977, Р. И. Коркишко (VLA); окр. Владивостока, 18 VII 1977, Т. Г. Буч (VLA); Лазовский заповедник, долина р. Сандагоу (Беневка), 12 VII 1981, А. Таран (VLA); Чугуевский р-н, Верхне-Уссурийский стационар, конец августа 1983, Т. А. Комарова (VLA); Владивосток, Ботанический сад, 8 VII 2008, Ю. Семейкин (VLA). **Сахалин**: Mt. Susuya [гора Пушкинская], Jul. 31, 1907, T. Miyake (SAPS); W. Coast, II Pisuponaipo [1—2 км южнее Томари], Sep. 11, 1907, T. Miyake (SAPS); Углегорский р-н, побережье севернее р. Катан, 4 VIII 1951, Г. А. Криволуцкая (VLA); Невельск, 9 VIII 1966, Д. П. Воробьев 446 (VLA); там же, 9 VIII 1966, Ю. Доронина 313 (VLA); г. Чехов, 8 VIII 1967, Н. Н. Гурзенков (VLA); Approx, 8 km east of Yuzhno-Sakhalinsk, between Chekhovskiy Pass and Mt. Chekhova, Jul. 22, 2001, H. Takahashi 29212 (SAPS); Долинский р-н, окр. пос. Сокол, 15 VIII 2002, В. Ю. Баркалов (VLA, SAPS). **Курильские острова**: Kunashiri, anonym. (SAPS); Nikishiro, Isl. Kunashiri, Jul. 27, 1923, M. Tatewaki 3475 (SAPS); Кунашир, окр. Южно-Курильска, 6 VIII 1985, В. Ю. Баркалов (VLA); Итуруп, перешеек Лесозаводский, 10 VIII 1988, В. Ю. Баркалов, И. Б. Вышин, В. В. Якубов (VLA); Итуруп, залив Одесский, в подножие вулкана Атсонупури, 12 VIII 1988, В. Ю. Баркалов, И. Б. Вышин, В. В. Якубов (VLA).

Род *MONOTROPA* L., 1753, Sp. Pl. 1 : 387 (*Hypopitys* Hill, 1753, Brit. Herb.: 221)

От 2 до 5 видов, распространенных в холодной и умеренной зонах северного полушария, а также в горных районах тропической зоны в Азии и на севере Южной Америки.

Monotropa hypopitys L. 1753, Sp. Pl.: 387; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 329; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 458; Ворошилов, 1985, Флорист. иссл. в разных районах СССР: 185; Хохряков, Мазуренко, 1991, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 164; Баркалов, Таран, 2004, Раст. и живот. мир о-ва Сахалин, 1 : 47. — *M. hypopitys* L. var. *japonica* Franch. et Savat.: Воробьев, 1956, Тр. Дальневост. фил. АН СССР, сер. ботан. 3(5): 60; Tatewaki, 1957, Acta Horti Gotoburg. 21 : 106. — *Hypopitys monotropa* Crantz, 1763, Instit. 2 : 467; Бобров, 1952,

Фл. СССР 18 : 21 (var. *glabra* Roth et var. *hirsuta* Roth); Воробьев и др., 1974, Опред. высш. раст. Сахал. и Курил. островов: 256; Верхолат, 1979, Новости сист. высш. раст. 16 : 196; Алексеева, 1983, Фл. острова Кунашир: 79; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. государств: 602.

Растет в темнохвойных и хвойно-широколиственных лесах, лиственничниках, реже — в березняках. Встречается в Амурской обл., Хабаровском и Приморском краях, на Сахалине и южных Курильских островах. Вид широко распространен в Евразии, Северной и Центральной Америке.

Изученные образцы: **Амурская область**: Лукачекский перевал, 3 VIII 1976, З. М. Азбукина, В. И. Горностай (VLA); Зейский заповедник, к северо-западу от кордона «19-й км», 17 VII 1977, М. Игнатов, Д. Петелин (VLA); Хр. Тукурингра, Зейский заповедник, близ кордона «19-й км», 26 VIII 1977, И. А. Губанов (VLA); Зейский р-н, предгорья хр. Тукурингра, на водоразделе р. Гармакан и его правого притока, 26 VIII 1977, И. А. Губунов, О. А. Тузов (VLA); Архаринский р-н, Хинганский заповедник, 8 км на юго-восток от ж.-д. ст. Урил, верхнее течение р. Дыроватка, 29 VIII 1985, С. Кудрин (VLA). **Хабаровский край**: бассейн р. Хади, среднее течение р. Тутто, ключ Безымянный, 21 VIII 1945, Б. П. Колесников 224 (VLA); Окр. пос. Шелехово на Амуре, 12 VI 1961, В. С. Шага (VLA); Комсомольский заповедник, Пивань, 7 VII 1966, С. Д. Шлотгауэр (VLA); Ульчский р-н, с. Софийское, 31 VII 1967, А. А. Нечаев (VLA); Ульчский р-н, с. Мариинское, 14 VIII 1967, А. А. Нечаев (VLA); Аяно-Майский р-н, бассейн р. Мая, перевал Майский, юго-восточный склон высоты «650.8 м», 6 IX 1968, Ю. И. Манько, В. П. Ворошилов (VLA); окр. Софийска, склон горы Софийская, 13 VIII 1969, Н. И. Шага (VLA); Шантарский архипелаг, о-в Феклистов, 17 VIII 1970, Ю. И. Манько, В. П. Ворошилов (VLA); Нижняя Гавань, мыс Стрелка на Амуре, 8 VIII 1971, Н. И. Шага (VLA); Ульчский р-н, с. Тахта на Амуре, 31 VII 1973, Пятак 87 (VLA); Аяно-Майский р-н, в 14 км ниже Нелькана по течению р. Мая, в районе Чуйских озер, 27 VII 1978, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч (VLA); низовье р. Горин, Комсомольский заповедник, окр. с. Бичи, 14 VIII 1985, В. М. Ван, Г. Е. Левицкая (VLA); там же, 26 VIII 1985, В. М. Ван, Г. Е. Левицкая (VLA); низовье р. Горин, Комсомольский заповедник, окр. кордона Золотой, 2 IX 1985, Г. Е. Левицкая (VLA). **Приморский край**: Даубихинская лесная дача, бассейн р. Халаза, ключ Звериный, 22 VIII 1942, Б. П. Колесников 40, 54 (VLA); склон горы Амидей, 10 VIII 1959, Леонтьев (VLA); Чугуевский р-н, г. Изюбриная, 18 VIII 1960, Пономаренко (VLA); Чугуевский р-н, гора Облачная, 18 VIII 1961, П. Г. Горовой, Н. Н. Гурзенков (VLA); Тернейский р-н, урочище Абрек, 2 VIII 1964, К. Д. Степанова, Н. Н. Качура (VLA); Тернейский р-н, урочище Абрек, 14 VIII 1983, Н. А. Шаульская (VLA); Пожарский р-н, бассейн р. Бикин, гора Средняя, 31 VIII 1983, И. В. Шибнева (VLA); Дальнегорский р-н, верховье р. Горбуша, 14 VIII 1984, Гуларьянц (VLA); Партизанский р-н, Алексеевский хребет, гора Ольховая, 21—29 VIII 1984, И. Вышин, В. Баркалов (VLA); бассейн р. Борисовка, близ устья р. Малая Борисовка, 10 VII 2005, В. Ю. Баркалов (VLA). **Сахалин**: Nayoro [Гастелло], Sep. 6, 1906, T. Miyake (SAPS); W. Coast, Mt. Ushoro [гора Орлова], Aug. 30, 1907, T. Miyake (SAPS); W. Coast, II Pisuponaipo [1—2 км южнее Томари], Sep. 11, 1907, T. Miyake (SAPS); E. Coast, Shiraraka [Взморье], Sep. 20, 1907, T. Miyake (SAPS); S. Saghalien, Shikka-shicho, Nishi-Nokoro [западнее Владимирово], Aug. 16, 1933, Y. Hoshino, S. Okada and S. Sugiyama (VLA, SAPS); Modomari District, Hoyori-mura, Maguntan [Пугачево], Aug. 13, 1936, H. Sase; Бассейн р. Поронай, левый берег р. Хоэ, 18 VIII 1948 А. И. Толмачев (VLA); Невельск, 9 VIII 1966, Д. П. Воробьев (VLA); окр. Невельска, 9 VIII 1966, Ю. Доронина 311 (VLA); Чехов, 8 VIII 1967, Н. Н. Гурзенков (VLA); Невельск, IX 1969, Ю. Доронина 498 (VLA); Смирныховский р-н, окр. пос. Пограничное, 23 VII 1984, Н. С. Павлова, М. Барышева (VLA); Лесогорский р-н, бассейн р. Ниси-Сакутан, между перевалом и Бошняково, 28 VIII 1949, А. И. Толмачев (VLA); W of Pogranichnoye, S bank of the Langeri River, N foot of Mt. Pogranichnaya, Aug. 11, 2002, H. Takahashi 30510 (SAPS); About 45 km E of Korsakov, 2 km E of Beregovoy, at the N side of Lagoon Busse, Aug. 16, 2002, H. Takahashi 30663 (SAPS). **Курильские острова**: Iturup, Mt. Atosato [вулкан Атсонупури], Aug. 30, 1928, S. Sato; Итуруп, вулкан Богдан Хмельницкий, 19 VIII 1961, Н. А. Попов (VLA); Кунашир, Южно-Курильск, 10 VIII 1968, Н. Н. Гурзенков (VLA); Кунашир, в 20 км к северу от Южно-Курильска, 9 VIII 1985, В. Ю. Баркалов (VLA); Кунашир, Южно-Курильск, 21 VIII 1985, В. Ю. Баркалов (VLA); Кунашир, р. Озерная, на склоне у тропы, 6 IX 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов 190 (VLA).

С. К. Черепанов (1995) признает самостоятельность рода *Hypopitys* Hill. с двумя видами — *H. monotropa* Crantz и *H. hypophegea* (Wallr.) G. Don fil. По его данным, первый из них широко распространен во всех регионах бывшего СССР, второй — встречается только в Восточной Европе. От *Monotropa* этот род отличается цветками в числе 3—8, собранными на верхушке стебля в густое кистевидное соцветие,

лепестками в числе 4—6, меньшим количеством (8—10) тычинок и завязью 4—5-гнездной. У *Monotropa* цветки одиночные на верхушке стебля, лепестков 5—6, тычинок 10—12 и завязь 5-гнездная.

На РДВ более широко распространена форма *Monotropa hypopitys*, с коробочками, чашелистиками, лепестками и тычинками без опушения, которая иногда выделяется в особый вид — *M. hypophegea* Wallr. и ранее она приводилась в «Определителе растений Дальневосточного края» (Комаров, Клобукова-Алисова, 1932) для этого района. Типовая опушенная форма встречается здесь редко. На Сахалине изредка встречаются 1—2-цветковые растения.

У видов рода *Monotropa*, что особенно видно на примере *M. hypopitys* L., в отличие от *Monotropastrum* прошлогодние побуревшие растительные остатки в виде стеблей с коробочками часто длительное время сохраняются и иногда встречаются в гербарных сборах.

Таким образом, на российском Дальнем Востоке подсем. *Monotropoideae* представлено всего двумя видами — *Monotropa hypopitys* и *Monotropastrum humile*. Распространение *Monotropa uniflora* в этом регионе не подтверждается гербарными сборами, и этот вид должен быть исключен из состава флоры России.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 06-04-91451 ЯФ-а, 06-05-64137а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Л. М. Флора острова Кунашир. М., 1983. 129 с.

Бобров Е. Г. Сем. Вертляницевые — *Monotropaceae* (Nutt.) Lindl. // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 19—22.

Бухалова Р. В. Находка вертляницы одноцветковой (*Monotropa uniflora* Nutt.) на Камчатке // Матер. I (IX) Междунар. конф. молодых ботаников в Санкт-Петербурге, Санкт-Петербург, 21—26 мая 2006 г. СПб., С. 47—48.

Бухалова Р. В. Вертляница одноцветковая — *Monotropa uniflora* Nutt. // Красная книга Камчатки. Т. 2. Растения, грибы и термофильные микроорганизмы / Отв. ред. О. Е. Чернягина. Петропавловск-Камчатский, 2007. С. 110.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья / Отв. ред. А. И. Толмачев. М.; Л., 1966. 491 с.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н. и др. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов / Отв. ред. А. И. Толмачев. Л., 1974. 372 с.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 477 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Егорова Е. М. Дополнения к флоре островов Сахалин и Итуруп // Бюл. Главн. бот. сада АН СССР. М., 1981. Вып. 120. С. 32—33.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. Л., 1932. Т. 2. 1175 с.

Смирнов А. А. Распространение сосудистых растений на острове Сахалин. Южно-Сахалинск, 2002. 245 с.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Семейство Вересковые — *Ericaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 119—166.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В, Антонова Л. А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток; Хабаровск, 2005. 195 с.

Haining Q., Wallace G. D. Monotropa L. and *Monotropastrum* Andres // Flora of China. Vol. 14. (*Apiaceae—Ericaceae*). Beijin; St. Louis, 2005. P. 255—257.

Hultén E. Flora of Alaska and neighboring territories. Standford University Press. Standford, California, 1968. 1008 p.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

Schmidt F. Reisen im Amurlande und auf der Insel Sachalin // Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersb. 1868. Ser. 7, Bd. 12. N 2. S. 1—227.

Sugawara Sh. Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Vol. 4. *Diapensiaceae—Asteraceae*. 1940. P. 1439—1957. (In Japanese).

Takita K. Illustrated flora of Hokkaido, 2001. 1452 p. (In Japanese).

Tatewaki M. Geobotanical study on the Kurile Islands // Acta Horti Gotoburg. 1957. Vol. 21. N 2. P. 43—123.

Wallace G. D. Studies of the *Monotropoideae* (*Ericaceae*): taxonomy and distribution // Wasmann J. Biol. 1975. Vol. 33. P. 1—88.

Yamazaki T. Monotropoideae // Wild flowers of Japan III. Herbaceous plants — Sympetalae / Eds Y. Satake, J. Ohwi, S. Kitamura, S. Watari and T. Tominari. Tokyo, 1981. Vol. 6—7.

SUMMARY

Data on nomenclature, ecology and distribution of *Monotropastrum humile* and *Monotropa hypopitys* in the Russian Far East are given. *Monotropa uniflora* is excluded from the flora of Russia as a species not confirmed by herbarium materials.

УДК 561.5 (551.763) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 6

© Л. Б. Головнева

НОВЫЙ ВИД РОДА *PLATANUS* (*PLATANACEAE*) ИХ ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ ФЛОРЫ ЛЕНО-ВИЛЮЙСКОЙ ВПАДИНЫ (ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ)

L. B. GOLOVNEVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *PLATANUS* (*PLATANACEAE*) FROM THE LATE CRETACEOUS FLORAS OF LENA-VILYUI DEPRESSION (EASTERN SIBERIA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: Lina_Golovneva@mail.ru
Поступила 24.11.2008

Новый вид рода *Platanus* — *P. tenuinervis* Golovn. — происходит из турон-коньякских отложений тимердяхской свиты Лено-Вилюйской впадины. Кроме описания морфологии и изменчивости листовых пластинок, дана характеристика эпидермально-кутикулярных признаков листа. Проведено сравнение нового вида с различными современными и вымершими таксонами платановых.

Ключевые слова: меловой период, Восточная Сибирь, *Platanus*.

Современное сем. *Platanaceae* включает только один род *Platanus* L., который делится на два подрода: *Platanus* и *Castaneophyllum* (Gagnepain, 1939). Виды подрода *Platanus* характеризуются пальчато-лопастными листьями и небольшим числом (1—5) головок в соцветиях. В него входит 5—6 видов, сосредоточенных в основном в юго-восточной части Северной Америки и в Мексике (Ernst, 1963; Nixon, Poole, 2003). В Евразии распространен только один вид — *P. orientalis* L. Подрод *Castaneophyllum* отличается нелопастными эллиптическими листьями с перистым жилкованием и многочисленными (более 20) мелкими головками (Baas, 1969; Leroy, 1982). Он состоит из единственного вида *P. kerrii* Gagnepain, который встречается в тропических районах юго-восточной Азии (Gagnepain, 1939).

Ископаемые платановые характеризуются значительно большим систематическим и морфологическим разнообразием. В настоящее время известно около 30 родов, описанных по листьям, древесинам и генеративным органам (Zenker, 1833; Forbes, 1851; Lesquereux, 1874; Fontaine, 1889; Berry, 1911; Hollick, 1930; Page, 1968; Герман, 1984; Friis et al., 1988; Герман, Головнева, 1988; Crane et al., 1993; Pedersen et al., 1994; Krassilov, Shilin, 1995; Johnson, 1996; Magallón-Puebla et al., 1997; Kvaček et al., 2001; Маслова, 2002; Manchester, 1986; Maslova, 2004; Маслова, Кодрул, 2003; Головнева, 2008). На протяжении позднего мела и палеогена представители этого семейства были широко распространены в умеренных и субтропических флорах Северного полушария. Особенно разнообразны платановые были в турон-коньякских флорах Северной Азии, где их листовые остатки часто доминируют в ископаемых тафофлорах (Головнева, 2005а). Наиболее характерны для этого времени нелопастные формы листьев с перисто-пальчатым жилкованием с пельтатным или безщитковым основанием, которые рассматривают в составе родов *Pseudoprotophyllum* Hollick, *Paraprotophyllum* Herman и *Arthollia* Golovn. et Herman. Кроме них встречаются также лопастные или ромбовидные морфотипы, близкие по форме к листьям современного платана. Большая часть подобных остатков до недавнего времени описывалась в составе рода *Platanus* (Вахрамеев, 1952; Лебедев, 1955; Буданцев, 1983; Герман, Лебедев, 1991; Головнева, 1994), хотя правомерность отнесения меловых платановых к современному роду является дискуссионной. Н. П. Маслова с соавт. (Маслова и др., 2005) предложили использовать для меловых листьев, сходных по морфологии с современным родом *Platanus*, родовое название *Ettingshausenia*, ранее применявшееся для листьев платановых из сеноманских отложений Европы (Stiehler, 1857). Другие авторы считают возможным использовать для меловых остатков название современного рода, если по морфологическим и эпидермально-кутикулярным признакам они не имеют существенных отличий (Tschan et al., 2008). Решение этого вопроса возможно в результате детального морфологического и микроструктурного исследования листьев ископаемых платановых с сохранившейся интактной кутикулой и желательно в ассоциации с генеративными органами.

Большое количество находок платановых с хорошо сохранившейся кутикулой известно из верхнемеловых отложений Западной и Восточной Сибири (Golovneva, 2005; Головнева, 2008). В данной статье описываются листья нового вида ископаемых платановых *Platanus tenuinervis* из Лено-Вилюйской впадины, которые по совокупности морфологических и эпидермальных признаков отнесены к роду *Platanus*.

В Лено-Вилюйской впадине верхнемеловые отложения представлены тимердяхской и линденской свитами, которые распространены в бассейнах рек Вилюй, Линде, Леписке и Лены (рис. 1). Остатки меловых растений происходят из отложений тимердяхской свиты. Оттуда известны два последовательных разновозрастных флористических комплекса: босхинский флористический комплекс сеноманского возраста из нижней части тимердяхской свиты и вилюйский флористический комплекс турон-коньякского возраста из верхней части тимердяхской свиты (Головнева, 2005б). Остатки листьев *Platanus tenuinervis* приурочены к верхней части тимердяхской свиты; этот вид является одним из доминирующих элементов вилюйской флоры.

Вилюйский флористический комплекс включает около 80 видов мхов, папоротников, гинкговых, хвойных и цветковых растений. Среди хвойных преобладает *Sequoia minuta* Sveshn., реже встречаются *Metasequoia paradoxa* Sveshn. и *Taxodium pseudotinajorum* Sveshn. Доминирующими группами цветковых являются платановые и представители рода *Trochodendroides*. Платановые представлены родами *Art-*

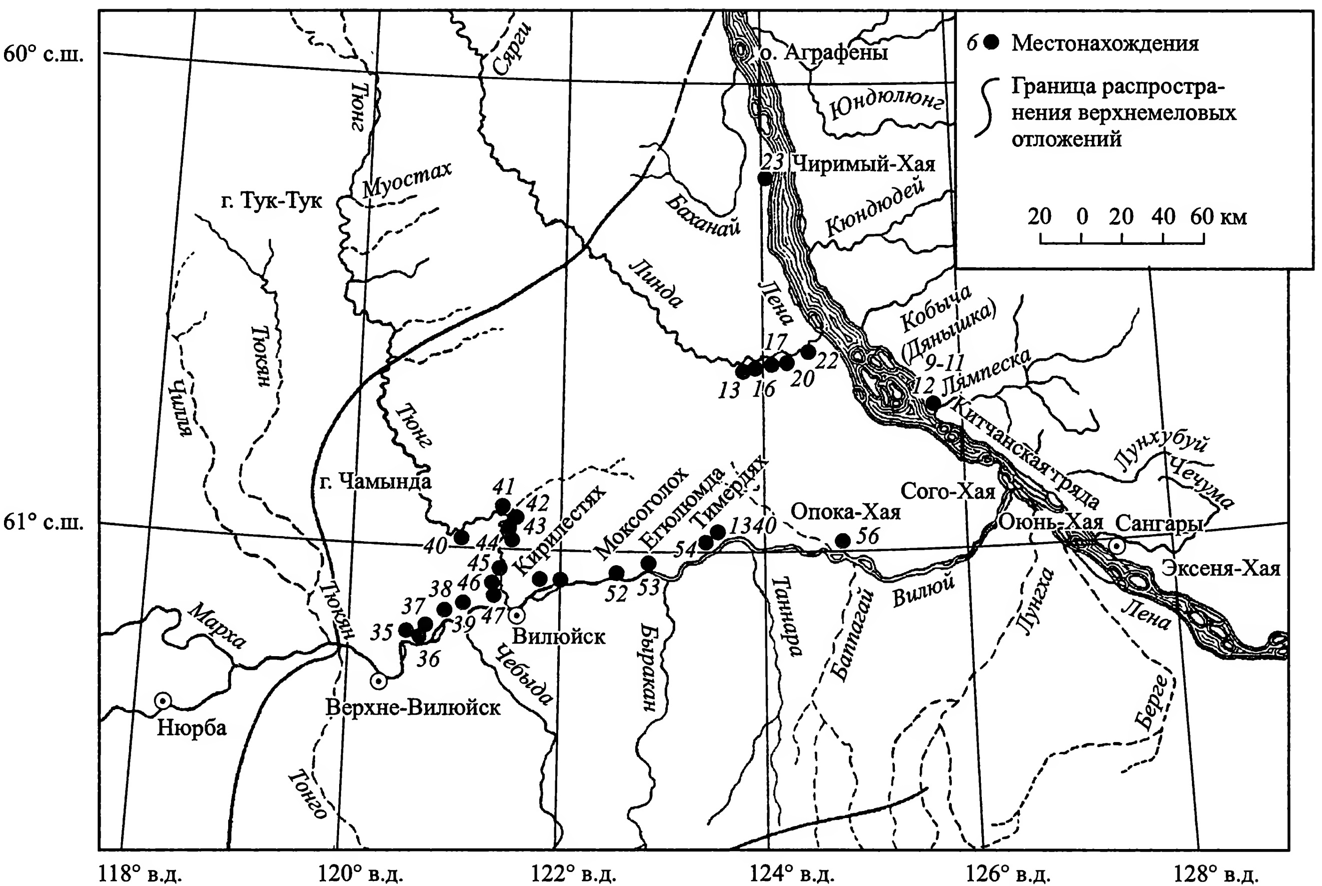


Рис. 1. Местонахождения меловой флоры в Лено-Вилюйской впадине.

hollia, *Araliopsoides*, *Paraprotophyllum*, *Platanus* и *Pseudoprotophyllum*. Род *Trochodendroides* включает около 10 видов и характеризуется большим разнообразием морфотипов. Кроме того, для вилюйской флоры характерны роды *Araliaephyllum*, *Magnoliaephyllum*, *Cissites*, *Celastrophyllum*, *Dalembia* и *Hollickia*. Последние два рода характерны для сеноман-коньякских флор Северо-Востока и в Сибири довольно редки. В вилюйском комплексе впервые появляются соплодия *Nordenskioldia* и ассоциирующиеся с ними листья *Zizyphoides*, а также водное растение *Quereuxia*.

Коллекции ископаемых растений хранятся в Ботаническом институте РАН (BIN № 1181, 1196).

Сем. *PLATANACEAE* T. Lestiboudois

Род *PLATANUS* L.

Platanus tenuinervis Golovn. sp. nov.

Табл. I, II; рис. 2

Holotype (designated here). Coll. BIN 1196, specimen 822, Lena-Vilyui basin, Linde River, site 20, upper part of the Timmerdyakh Formation, the Turonian-Coniacian; pl. I, *2—3*.

Diagnosis. Leaves simple, petiolate, length of petiole 1.5—3.5 cm; lamina elongated rhomboid or more seldom trilobate with small lateral lobes; length of 5—18 cm, width 3.5—12 cm; base cuneate usually decurrent, upper part of lamina triangular with acute,

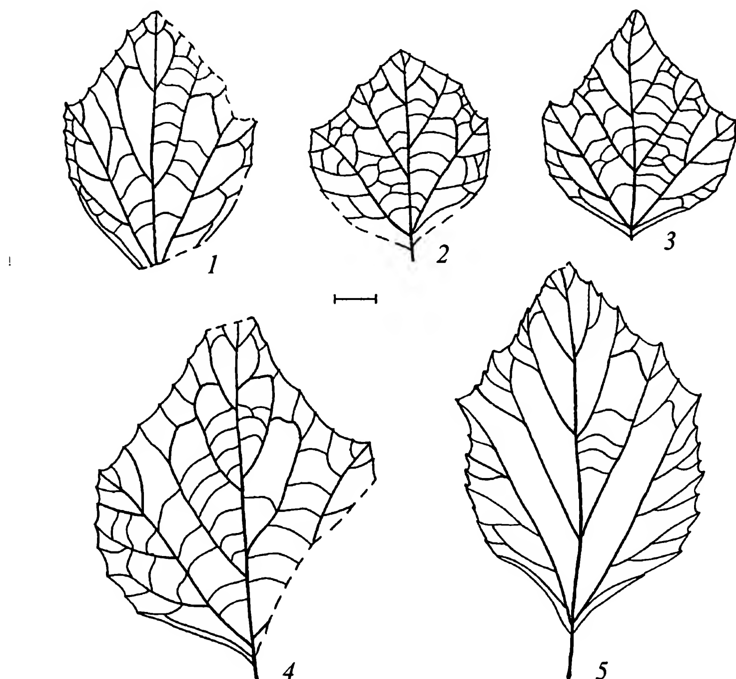


Рис. 2. Изменчивость листьев *Platanus tenuinervis* Golovn., Лено-Вилюйская впадина, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк.

1 — кол. БИН 1196, обр. 822, голотип; *2* — кол. БИН 1196, обр. 634; *3* — кол. БИН 1196, обр. 1314; *4* — кол. БИН 1196, обр. 578; *5* — кол. БИН 1181, обр. 235. Масштабная линейка — 1 см.

slightly attenuate apex; margin toothed; teeth small, 1—3 mm in height, broadly triangular, asymmetric, with acute apex and concave shallow sinuses; venation pinnate-palmate, craspedodromous, 4—6 pairs of secondary veins diverge from main vein at the angle about 35—45°, usually straight or slightly curved, and 1 pair of thin sub-basal veins diverge below the basal veins; basal veins have 5—6 branches from lower side; sometimes secondary veins form loops near the margin; tertiary veins curved, partly forked.

The epidermis comprises sinuous-walled, isodiametric or elongated, irregular in shape ordinary cells. The adaxial epidermis covered by compound trichome bases. The abscission scars small, 10—15 μm across, surrounded by radial striation of outer surface and are situated over the junction of several underlying specialized epidermal cells. The abaxial epidermis has anomocytic stomata, compound trichome bases and rare glandular trichomes. Stomata are broadly oval in outline attaining 40—45 μm in length with elliptical aperture and slightly thickened stomatal ledges. Glandular trichomes are dome-shaped or capitate.

Material. Lena-Vilyui basin, upper part of the Timmerdyakh Formation, the Turonian-Coniacian. Collection BIN 1181, Vilyui River, site 1340, specimens 232—243. Collection BIN 1196, Linde River, site 20, specimens 578, 634, 1314, 1315, site 21, specimens 813, 822, 1314, Vilyui River, site 39, specimens 1528, 1530, 1539, 1614, 1624, 1625, 1647.

Голотип (обозначенный здесь). Кол. БИН 1196, обр. 822, Лено-Вилюйская впадина, р. Линде, т. 20, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк; табл. I, *2—3*.

Описание. Листья удлиненно-ромбовидные, реже яйцевидно-эллиптические, с клиновидным низбегающим основанием и острой, немного оттянутой верхушкой, 5—18 см дл. и 3.5—12 см шир. Наиболее обычны листья средних размеров около 8—10 см дл. Иногда встречаются листья с небольшими лопастями при окончании базальных жилок. Наиболее широкая часть приходится на середину листовой пластинки или ниже. Черешок длинный, тонкий, около 1.5 мм шир. и 3.5 см дл. Край зубчато-выемчатый. Зубцы треугольные, острые, с оттянутой верхушкой, направленные косо вперед, 1—3 мм выс., иногда немного крючковидно изогнутые. Зубцы при окончании вторичных жилок немного крупнее промежуточных. Нижняя часть основания цельнокрайная. Жилкование пальчато-перистое, краспедодромное. От средней жилки под углом 35—45° отходит 4—6 пар прямых параллельных вторичных жилок, супротивных или попарно сближенных. Базальные жилки могут отходить на несколько разной высоте, они наиболее длинные и поднимаются до середины длины листа. Остальные жилки постепенно укорачиваются к верхушке. Базальные жилки несут 5—6 базископических ответвлений, из которых 1—2 нижние оканчиваются семикраспедодромно, а остальные идут прямо в зубцы. Вышележащие жилки почти не ветвятся. Иногда отдельные жилки могут петлевидно соединяться друг с другом. Ниже базальных отходит одна пара тонких суббазальных жилок. Они следуют вдоль края и петлевидно соединяются с нижними ответвлениями базальных. Третичное жилкование очень тонкое, в виде лестничных анастомозов, которые ветвятся и соединяются друг с другом. От внешних изогнутых анастомозов отходят жилки к промежуточным краевым зубцам. Эти анастомозы по толщине несколько больше остальных. У многих листьев наблюдается тенденция к семикраспедодромности части вторичных жилок, особенно вблизи верхушки и около основания. Утолщенные изогнутые анастомозы соединяют вторичные жилки почти петлевидно, а к краю отходят изогнутые утонченные окончания вторичных жилок.

Листья гипостоматные. Клетки верхней эпидермы овальной или неправильной формы 40—70 мкм дл. и 30—55 мкм шир., с сильно извилистыми антиклинальными стенками (табл. II, *1*). Поверхность кутикулы с многочисленными частыми тонкими складками, которые объединены в параллельные изогнутые пучки или радиально расходятся от оснований волосков. Вдоль жилок клетки удлиненные, до 60—80 мкм дл. и 12—18 мкм шир., с прямыми антиклинальными стенками. Складки наружной кутикулы параллельные, вытянуты вдоль длинной оси клеток. Сложные основания волосков мелкие, плоские, 10—15 мкм в диам. Радиальные складки кутикулы начинаются сразу около рубца. Волоски опираются на группу специализированных клеток (табл. II, *4*). Клетки нижней эпидермы по форме и размерам сходны с клетками верхней эпидермы. Поверхность кутикулы также мелкоскладчатая, но рельеф менее выражен и встречаются участки почти гладкой кутикулы.

На нижней эпидерме находятся устьица, сложные основания волосков и железки. Устьица широкоовальные, довольно крупные, 40—45 мкм дл. и 30—35 мкм шир. (табл. II, *6*—*8*). Устьичная щель веретеновидная, около 2/3 длины устьица. Центральная часть устьица эллиптической формы, утолщенная, с 2—3 тонкими складками, вдоль длинной оси. Околоапертурный валик развит незначительно. Устьичные аппараты аномоцитные. Вокруг устьиц обычно наблюдаются 1—3 тонкие кольцеобразные складки кутикулы. От латеральных сторон устьиц перпендикулярно им расходятся тонкие складки кутикулы на длину примерно равную диаметру устьиц. Основания волосков немногочисленные, с плохо развитым кольцевым утолщением, 10—15 мкм в диам., с радиально расходящимися складками кутикулы. Железки редкие, куполовидные.

Сравнение. От современных видов платанов *P. tenuinervis* отличается удлиненной ромбовидной формой листовых пластинок с пальчато-перистым жилкованием. Виды подрода *Platanus* характеризуются пальчато-лопастными листьями с пальчатым жилкованием, а *P. kerrii* из подрода *Celastrophyllum* имеет нелопастные эллиптические листья с перистым жилкованием.

Среди меловых платановых наибольшее сходство с *P. tenuinervis* по форме листовых пластинок имеет *P. newberryana* Heer из касской флоры туронского возраста с территории Западно-Сибирской низменности (Лебедев, 1955; Головнева, 2005б). Этот вид характеризуется сходными с *P. tenuinervis* удлиненными ромбовидными листьями, однако у *P. newberryana* небольшие боковые лопасти имеют все изученные экземпляры, в то время как у *P. tenuinervis* выраженные боковые лопасти встречаются очень редко. Кроме этого, у *P. newberryana* наблюдается несколько большее количество боковых жилок (6—7 в противоположность 4—6 у *P. tenuinervis*), более крупные зубцы и более развитые суббазальные жилки.

Ромбовидная форма листа с плохо развитыми лопастями характерна также для *P. simonovskiensis* I. Lebed. из симоновской свиты Западной Сибири и близких к нему видов из сеноман-туронских флор Средней Азии и Казахстана (Вахрамеев, 1952; Шилин, 1986). От *P. tenuinervis* все эти виды отличаются более широкими листовыми пластинками, у которых ширина обычно больше длины.

Другие нелопастные формы меловых платановых характеризуются преимущественно не ромбовидной, а яйцевидной формой листовых пластинок, как, например, *P. prisca* Herman из верхнемеловых отложений Северо-Западной Камчатки (Герман, Лебедев, 1991).

Структура эпидермы у обсуждаемых ископаемых видов *Platanus* неизвестна. Сравнение строения эпидермы *P. tenuinervis* с таковой у современных видов рода (Головнева, 2008) позволяет сделать заключение об ее значительном сходстве. Как и у современных видов, эпидерма *P. tenuinervis* характеризуется многочисленными

основаниями волосков с утолщенным кольцом кутикулы, комплексом мелких, специализированных клеток и радиально-расходящимися складками кутикулы, а также аномоцитными широкоовальными устьицами с кольцеобразными и радиальными складками кутикулы вокруг них. В отличие от современных видов *P. tenuinervis* имеет несколько более крупные устьица (40—45 мкм в дл. по сравнению с 20—40 мкм) и более мелкие основания волосков (10—15 мкм в диам. по сравнению с 10—30 мкм) с менее выраженным кольцом кутикулы в основании.

Материал. Лено-Вилюйская впадина, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк. Кол. БИН 1181, р. Вилюй, т. 1340, обр. 232—243. Кол. БИН 1196, р. Линде, т. 20, обр. 578, 634, 1314, 1315, т. 21, обр. 813, 822, 1314; р. Вилюй, т. 39, обр. 1528, 1530, 1539, 1614, 1624, 1625, 1647.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-01227) и Программы президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Вахрамеев В. А. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана // Региональная стратиграфия СССР. М., 1952. Т. 1. 385 с.

Герман А. Б. Новый род платанообразных покрытосеменных из верхнемеловых отложений Камчатки // Палеонтол. журн. 1984. № 1. С. 71—79.

Герман А. Б., Головнева Л. Б. Новый род позднемеловых платанообразных Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1456—1468.

Герман А. Б., Лебедев Е. Л. Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки // Труды Геол. ин-та АН СССР. 1991. Вып. 468. 161 с.

Головнева Л. Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья // Тр. Ботан. ин-та РАН. 1994. Вып. 13. 147 с.

Головнева Л. Б Новый род платановых *Tasymia* (покрытосеменные) из турона Сибири // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 86—95.

Головнева Л. Б. Фитостратиграфия и эволюция альб-кампанской флоры на территории Сибири // Меловая система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. СПб., 2005а. С. 177—197.

Головнева Л. Б. Формирование меловой бореальной флоры цветковых в Северной Азии // Современные проблемы палеофлористики, палеофитогеографии и фитостратиграфии. М., 2005б. Вып. 1. С. 78—83.

Лебедев И. В. Касский комплекс // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М., 1955. С. 196—205.

Маслова Н. П. Новое раннепалеогеновое растение семейства *Platanaceae* (по листьям и соцветиям) // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 89—101.

Маслова Н. П., Кодрул Т. М. Archaranthus gen. nov. — новый род платановых из маастрихт-палеоценовых отложений Амурской области // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 92—100.

Маслова Н. П., Моисеева М. Г., Герман А. Б., Квачек И. Существовали ли платаны в меловом периоде? // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 98—100.

Шилин П. В. Позднемеловые флоры Казахстана: систематический состав, история развития, стратиграфическое значение. Алма-Ата, 1986. 200 с.

Baas P. Comparative anatomy of *Platanus kerii* Gagnep. // Bot. J. Linn. Soc. 1969. Vol. 62. P. 413—421.

Berry E. W. Systematic paleontology of the Lower Cretaceous deposits of Maryland // Lower Cretaceous. Baltimore, 1911. P. 179—596.

Crane P. R., Friis E. M., Pedersen K. R., Drinnan A. N. Platanoid inflorescences associated with *Sapindopsis* leaves from the Potomac Group of Eastern North America // Syst. Bot. 1993. Vol. 18. P. 328—344.

Ernst W. R. The general of *Hamamelidaceae* and *Platanaceae* in the southeastern United States // J. Arnold Arbor. 1963. Vol. 44. P. 193—210.

Fontaine W. M. The Potomac or younger Mesozoic flora // U. S. Geol. Surv. Monographs. 1889. Vol. 15. P. 1—377.

Forbes E. Note on the fossil leaves represented in plates II, III, IV // Q. Jl. Geol. Soc. London, 1851. Vol. 7. P. 103.

Friis E. M., Crane P. R., Pedersen K. P. Reproductive structures of Cretaceous *Platanaceae* // Det. Kong. Danske Vidensk. Selskab Biol. Skr. 1988. Vol. 31. P. 1—55.

Gagnepain F. Un genre nouveau de Butomacées et quelques espèces nouvelle d'Indo-Chine // Bull. Soc. Bot. Fr. 1939. Vol. 86. P. 300—303.

Golovneva L. B. Cuticular features of fossil *Platanaceae* and their taxonomical importance // Abstr. XVII Intern. Bot. Congr. Vienna, 2005. P. 186.

Hollick A. The Upper Cretaceous floras of Alaska // U. S. Geol. Survey Prof. Paper. 1930. Vol. 159. P. 1—119.

Johnson K. R. Description of seven common fossil leaf species from the Hell Creek Formation (Upper Cretaceous: Upper Maastrichtian), North Dakota, South Dakota, and Montana // Proc. Denver Museum Nat. Hist. 1996. Ser. 3. N 12. P. 1—48.

Krassilov V. A., Shilin P. V. New platanoid staminate heads from the mid-Cretaceous of Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. Vol. 85. P. 207—211.

Kvaček Z., Manchester S. R., Guo S. Trifoliolate leaves of *Platanus bella* (Heer) comb. nov. from the Paleocene of North America, Greenland and Asia and their relationships among extinct and extant Platanaceae // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162. N 2. P. 441—458.

Leroy J. F. Origine et evolution du genre *Platanus* (*Platanaceae*) // C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, 1982. Vol. 295. P. 251—254.

Lesquereux L. Contributions to the fossil flora of the Western Territories. Part I. Cretaceous flora // U. S. Geol. and Geograph. Surv. Territories. 1874. Report 6. P. 1—136.

Magallón-Puebla S., Herendeen P. S., Crane P. R. Quadriplatanus georgianus gen. et sp. nov.: staminate and pistillate platanaceous flowers from the Late Cretaceous (Coniacian-Santonian) of Georgia, USA // Int. J. Plant Sci. 1997. Vol. 158. N 3. P. 373—394.

Manchester S. R. Vegetation and reproductive morphology of an extinct plane tree (*Platanaceae*) from the Eocene of Western North America // Bot. Gas. 1986. Vol. 147. P. 200—226.

Maslova N. P. Extinct and extant *Platanaceae* and *Hamamelidaceae*: morphology, systematics, and phylogeny // Paleontol. J. 2003. Vol. 37. Suppl. N 5. P. 467—589.

Nixon K. C., Poole J. M. Revision of the Mexican and Guatemalan species of *Platanus* (*Platanaceae*) // Lundella. 2003. Vol. 6. P. 103—137.

Page V. M. Angiosperm wood from the Upper Cretaceous of central California. II // Am. J. Bot. 1968. Vol. 55. P. 168—172.

Pedersen K. P., Friis E. M., Crane P. R., Drinnan A. N. Reproductive structures of an extinct platanoid from the Early Cretaceous (Latest Albian) of Eastern North America // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. Vol. 80. P. 291—303.

Stiehler A. W. Beiträge zur Kenntniss der vorweltlichen Flora des Kreidegebirges im Harze // Palaeontogr. 1857. Bd 5. S. 47—70.

Tschan G. F., Denk T., von Balthazar M. Credneria and *Platanus* (*Platanaceae*) from the Late Cretaceous (Santonian) of Quedlinburg, Germany // Rev. Palaebot. Palynol. 2008. Vol. 152. N 3—4. P. 211—236.

Zenker J. C. Beiträge zur Naturgeschichte der Urwelt. Jena, 1833. 67 S.

SUMMARY

A new extinct species of the *Platanaceae* family, *Platanus tenuinervis* sp. nov., is described from the Turonian-Coniacian deposits of the upper part of the Timmerdyakh Formation of the Lena-Vilyui basin (Eastern Siberia). The leaves of the new species are elongated, rhomboid or more seldom trilobate, with decurrent cuneate base and triangular acute or slightly attenuate apex. This leaf architecture is not characteristic for modern species of the genus *Platanus*. The epidermal features of the species testify its platanaceous affinity and are almost identical to epidermal features of modern *Platanus*. A comparison with other extinct taxa of the *Platanaceae* from Siberia and other regions of the Northern Hemisphere is accomplished.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.951.6 (1-924.71)

© А. П. Серёгин

PARENTUCELLIA (*SCROPHULARIACEAE*) — НОВЫЙ РОД ДЛЯ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И ДРУГИЕ ЗАМЕТКИ ПО ФЛОРЕ ОКРЕСТНОСТЕЙ СЕВАСТОПОЛЯ

A. P. SEREGIN. *PARENTUCELLIA* (SCROPHULARIACEAE), A NEW GENUS FOR EASTERN EUROPE, AND NOTES ON THE FLORA OF THE SEVASTOPOL AREA

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
Биологический факультет, 119991 Москва, ГСП-1, Воробьевы горы
Факс (495) 932-27-77
E-mail: allium@hotbox.ru
Поступила 24.01.2008
Окончательный вариант получен 27.11.2008

В окрестностях Севастополя найдена популяция *Parentucellia latifolia* (*Scrophulariaceae*), представителя рода, не приводившегося прежде для флоры Восточной Европы. Вид представлен растениями с пурпурными и белыми венчиками. Приведено еще 16 видов природной флоры, которые встречаются в Восточной Европе только около Севастополя.
Ключевые слова: флора, *Parentucellia*, *Scrophulariaceae*, Восточная Европа, Крым.

Весной 2007 г. автору удалось сделать в окрестностях Севастополя (Крым) ряд флористических находок, из которых наиболее интересной оказалась средиземноморская *Parentucellia latifolia* (L.) Caruel in Parl. 1885, Fl. Ital. 6 : 480. Это представитель рода, который ранее не указывался для Восточной Европы.

Изученные образцы: 1) Крым, г. Севастополь (западная окраина), верховье Казачьей бухты, нарушенная известняковая степь, 44°33′40″ с. ш., 33°24′30″ в. д., 20 м над ур. моря, 18 IV 2007, А. Серёгин, № Т-1107 (f. *latifolia*) (MW, LE); 2) там же, травяная лужайка, 18 IV 2007, А. Серёгин, № Т-1105 (f. *albiflora* (Raul.) Jovanovic-Dunjic) (MW, LE).

Данное местонахождение находится на участке нарушенной петрофитной степи (*Festuca* sp., *Stipa capillata*) между дачным поселком и шоссе, ведущем на маяк на мысе Херсонес. Популяция вида образована небольшими (несколько квадратных метров) пятнами, целиком состоящими из растений с пурпурными (f. *latifolia*) или беловатыми (f. *albiflora*) венчиками. Во «Флоре СССР», «Флоре Армении» и «Флоре Азербайджана» имеются полные морфологические описания вида на русском языке. Отметим, что в сводках С. К. Черепанова (1981, 1995) была допущена ошибка в написании родового названия («*Parentucella*» вместо *Parentucellia* Viv.), которая перекочевала в некоторые флоры и конспекты.

Находка *P. latifolia* не является неожиданной. Вид известен из всех стран Средиземноморья, а также из атлантических районов Европы. Нередок вид и в Закавказье.

Помимо *P. latifolia* 16 видов сосудистых растений известны в Восточной Европе только из окрестностей Севастополя (Гераклейский п-ов, Байдарская долина,

окрестности Гончарного). Большинство из этих растений — типично средиземноморские виды (иногда широко распространенные также в Европе) и среди них нет ни одного крымского эндемика. Приведем их перечень:

1. *Gaudinia fragilis* (L.) P. Beauv.: Байдарская долина, близ Орлиного, на лугу, по ручью, вместе с *Hordeum nodosum* и *Festuca rubra*, много, 260 м, 20 VI 1967, П. Смирнов (MW, LE) (Смирнов, 1974).

2. *Hordeum secalinum* Schreb. (*H. nodosum* auct. non L.): 1) Гончарное — в 25 км к востоку от Севастополя, сыроватый, несколько солонцеватый луг по ручью, выше пруда, в изобилии, 240 м, 5 VI 1962, П. Смирнов (MW) (Смирнов, 1965); 2) «P. A. Smirnow. Herbarium Graminum Selectorum URSS», № 13. Prope pagum Bajdary (nunc Orlinoje), in pratis humidiusculis, ca. 260 m s. m., 20 VI 1967, P. Smirnow (MW, MHA, LE et al.) (Smirnow, 1968).

3. *Sedum sediforme* (Jacq.) Pau (*Petrosedum sediforme* (Jacq.) Grulich): окр. Севастополя (Бялт, 2001).

4. *Trigonella smyrnea* Boiss.: окр. Узунджи [Колхозного], на скалах около деревни, 14 V 1930, В. Васильев (YALT) (Чернова, 1960).

5. *Melilotus indicus* (L.) All.: окр. Севастополя, среди развалин Херсонеса, обильно, 23 VI 1981, Н. Н. Цвелёв, № 36 (LE) (Цвелёв, 1983б).

6. *Trifolium echinatum* M. Bieb.: поляна на краю дубово-грабинникового леса в окр. с. Оборонное (близ Балаклавы), 26 VI и 15 VIII 1964, И. Крюкова (LE, YALT).

7. *Hippocrepis comosa* L.: многочисленные сборы из Байдарской долины и с Байдарской яйлы (LE, YALT: Орлиное, Родниковское, Гончарное — Орлиное, Скельская пещера, г. Бизюка).

8. *Lens orientalis* (Boiss.) Schmalh.: окр. Узунджи [Колхозного], 14 V 1930, В. Васильев (YALT) (Чернова, 1960).

9. *Lagoecia cuminoides* L.: окр. Севастополя, каменистая равнина к западу от Камышевой бухты, 30 VI 1981, Н. Н. Цвелёв, № 163 (LE) (Цвелёв, 1983а).

10. *Verbascum undulatum* Lam.: окр. Севастополя, каменистые склоны к железной дороге у берега Камышевой бухты к западу от города, 30 VI 1981, Н. Н. Цвелёв, № 173 (LE) (Цвелёв, 1983а).

11. *Plantago coronopus* L.: многочисленные сборы с морского побережья в окр. Севастополя (LE, MW, YALT).

12. *Valerianella brachystephana* (Ten.) Bertol.: станция Бельбек, s. d., Траншель (Привалова, 1969).

13. *Leontodon saxatilis* Lam.: 1) 44°35′20″ с. ш., 33°36′50″ в. д., 0—5 м над ур. м., территория г. Севастополь, правый берег р. Черная, ниже моста на объездной дороге г. Севастополь, лужайка в пойме, 18 VIII 2004, А. Серёгин, № Т-741 (MW, LE) (Серегин, 2005); 2) там же, опушка тополевых зарослей в пойме, 4 VIII 2006, А. Серёгин, И. Привалова, № Т-914 (MW); 3) 44°26′50″ с. ш., 33°44′50″ в. д., 270 м над ур. м., Байдарская долина, 0,75 км к северо-востоку от с. Тыловое, залежь на солонцеватой почве вдоль канавы, 6 VIII 2006, А. Серёгин, И. Привалова, № Т-977 (MW); 4) д. Гончарное, на луговине, вдоль канавы, 30 IX 1983, Л. В. Махаева (YALT). На основании последнего образца для Крыма ошибочно приводился *L. autumnalis* L. (Голубев, 1984).

14. *Geropogon hybridus* (L.) Sch. Bip.: Севастополь, Сапун-гора, в посадках акации, у вершины, 10 VII 1986, О. Дубовик (KW, YALT) (Дубовик, 1981).

15. *Tragopogon elatior* Stev.: 1) Laspi, s. d., anonymous in Герб. Н. К. Срединского (LE); 2) Sewastopol, 20—30 VIII 1858, Kessler, Jelski (LE); 3) Георгиевский монастырь, 19 VI 1893, О. А. Федченко, Б. А. Федченко (LE); 4) окр. Севастополя, известняковые обрывы к морю на мысе Фиолент, 24 VI 1981, Н. Цвелёв, № 82 (LE).

16. *Taraxacum pseudomurbeckianum* Tzvel.: многочисленные сборы из locus classicus между Орлиным и Тыловым (LE, PRA, YALT) (Kirschner, Štěpánek, 1998).

Кроме того, ряд адвентивных видов известен из-под Севастополя в качестве эфемерофитов, занесенных во время Крымской войны 1853—1856 гг., а затем исчезнувших. Это *Phalaris minor* Retz. (Севастополь, Балаклава), *Bromus lanceolatus* Roth (Севастополь), *Rumex bucephalophorus* L. (Севастополь), *Melilotus sulcatus* Desf. (Севастополь), *Tetragonolobus purpureus* Moench. (Балаклава), *Ammi majus* L. (Севастополь), *Plantago lagopus* L. (Севастополь), приведенные Лєспинассом (Lespinasse, 1880). Видимо, были занесены также *Lagurus ovatus* L. (Балаклава) и *Avena eriantha* Durieu (Севастополь), отмеченные Левейе (Léveillé, 1842).

Нами опубликован конспект спонтанной флоры окрестностей Севастополя (Seregin, 2008), в котором для территории площадью около 600 км^2 приводится 1385 видов. Сказанное выше показывает, что помимо значительного видового богатства севастопольская флора характеризуется заметной оригинальностью. Помимо указанных видов у некоторых растений здесь имеются единственные местонахождения на Украине или в Крыму.

Благодарности

Работа выполнялась по гранту президента РФ государственной поддержки ведущих научных школ № НШ-4243.2008.4 (руководитель В. Н. Павлов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бялт В. В. Сем. *Crassulaceae* J. St.-Hil. — Толстянковые // Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб., 2001. С. 250—285.

Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. Ялта, 1984. 215 с. Деп. в ВИНИТИ 30.04.84, № 5770—В84.

Дубовик О. М. Новий рід *Geropogon* L. у флорі України. *Geropogon hybridus* (L.) Sch. Bip. // Укр. бот. журн. 1981. Т. 38. № 3. С. 70—71.

Привалова Л. А. Сем. *Valerianaceae* DC. Валериановые // Е. В. Вульф. Флора Крыма. Т. 3. Вып. 3 / Под ред. Н. И. Рубцова и Л. А. Приваловой. Ялта, 1969. С. 113—127.

Серёгин А. П. Заметка о *Leontodon saxatilis* Lam. (*Compositae*) // Новости систематики высших растений. 2005. Т. 37. С. 191—192.

Смирнов П. А. Критические заметки о крымских растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 3. С. 95—101.

Смирнов П. А. Gaudinia fragilis (L.) Beauv. в Крыму // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 158—159.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н. Новые для флоры СССР один род и четыре вида цветковых растений из Крыма // Бот. журн. 1983а. Т. 68. № 2. С. 240—244.

Цвелёв Н. Н. О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР, 4 // Новости систематики высших растений. 1983б. Т. 20. С. 225—238.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Чернова Н. М. Семейство *Leguminosae* Juss. — Бобовые // Е. В. Вульф. Флора Крыма. Т. 2. Вып. 2 / Под ред. С. С. Станкова. М., 1960. С. 95—275.

Kirschner J., Štěpánek J. A Monograph of *Taraxacum* sect. *Palustria*. Průhonice, 1998. 281 p.

Lespinasse J. M. G. Florula Sebastopolitana seu enumeratio plantarum anno 1855 circa Sebastopolim et Balaclavam a claris doct. Jul. Jeannel collectarum simul cum animadversionibus adnotatiobusque criticis. Burdigalae, 1880. s. p. [цит. по второму изданию (1881)].

Léveillé J. H. Observations médicales et énumération des plantes recueillies en Tauride // Voyage dans la Russie méridionale et la Crimée par la Hongrie, la Valachie et la Moldavie, exécuté en 1837, sous la direction de M. Anatolle de Demidoff. T. 2. Paris, 1842. P. 33—232.

Seregin A. P. Contribution to the vascular flora of the Sevastopol area (the Crimea): a checklist and new records // Flora Mediterranea. 2008. Vol. 18. P. 5—81.

Smirnow P. A. Schedae ad herbarium Graminum selectorum URSS a Societate naturae curiosarum Mosquensi editum. № 1—50 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 4. С. 24—33.

SUMMARY

In 2007, a population of *Parentucellia latifolia* (L.) Caruel (*Scrophulariaceae*), a new species and genus for the flora of Eastern Europe, was found in vicinity of Sevastopol. The species was represented by plants with purple and white corollas. Additional 16 wild species recorded in Eastern Europe only in the Sevastopol area are cited.

УДК 581.9(571.14/17) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 6

© Н. Н. Лащинский,[1] Н. В. Лащинская,[1] А. Ю. Королюк,[1] Т. Е. Буко,[2] С. А. Шереметова[2]

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ НОВОСИБИРСКОЙ И КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

N. N. LASHCHINSKY, N. V. LASHCHINSKAYA, A. Yu. KOROLYUK, T. E. BUKO, S. A. SHEREMETOVA. NEW SPECIES IN THE FLORA OF NOVOSIBIRSK AND KEMEROVO REGIONS

[1] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: nick_lash@mail.ru
[2] Институт экологии человека СО РАН
650065 Кемерово, пр. Ленинградский, 10
Факс (8-3842)-36-34-62, Тел. (8-3842) 57-50-93
E-mail: ssheremetova@rambler.ru
Поступила 05.05.2008
Окончательный вариант получен 13.11.2008

Сообщается о находках 7 новых для Новосибирской и 4 новых для Кемеровской областей видов сосудистых растений.

Ключевые слова: новые виды, неморальные плиоценовые реликты, Новосибирская область, Кемеровская обл.

В ходе экспедиционных исследований флоры и растительности, проведенных сотрудниками Лаборатории геосистемных исследований Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН и отдела экологии растительных ресурсов Кузбасского ботанического сада (ИЭЧ) СО РАН на территории Кемеровской и Новосибирской областей в 2005—2007 гг., были обнаружены виды и роды сосудистых растений, не отмеченные для данной территории в последних сводках (Красноборов, Ломоносова, Шауло и др., 2000; Красноборов, Крапивкина, Ломоносова и др., 2001). Материалы хранятся в гербарии Кузбасского ботанического сада (ИЭЧ СО РАН) и гербарии Центрального сибирского ботанического сада (NS). Названия таксонов даны с учетом сводки С. К. Черепанова (1995) и расположены в алфавитном порядке.

Betula fruticosa Pall. Болотнинский р-н, на осоково-гипновом болоте в долине р. Баксон, N 55°47′, E 84°04′, 26 V 2007, Н. Н. Лащинский, А. В. Дубынин. Береза кустарниковая встречается как содоминант кустарникового яруса переходного болота. Таежный евразийский вид на южной границе равнинной части ареала. Довольно обычен на переходных болотах в Томской обл., редок на территории Кемеровской обл.

Ceratocephala testiculata (Crantz) Roth. Ордынский р-н, окр. с. Спирино, на крутом юго-западном склоне старого известнякового карьера, N 54°09′, E 81°37′, 26 V 2005, Н. Н. Лащинский, Н. В. Лащинская. Обилен в нарушенных местообитаниях. Ранневесенний эфемер, возможно, пропускается в сборах. Голарктический вид, в Западной Сибири был отмечен только в Курганской обл. и нескольких районах Алтайского края (Тимохина, 1993). Данное местонахождение является северной границей ареала в Западной Сибири.

Circaea lutetiana L. Окр. Новосибирского академгородка, в долине ручья по периферии болота Гладкое, N 54°52′, E 83°04′, 23 IX 2007, Н. Н. Лащинский, О. Ю. Писаренко. Довольно обилен, но не доминирует в составе околоводной травянистой растительности. Вид распространен в Европе, на Кавказе, Дальнем Востоке. В Сибири вид относится к неморальным плиоценовым реликтам (Положий, Крапивкина, 1985). Редок на территории Алтайского края и Кемеровкой обл., где обитает в поймах рек и в сообществах черневой тайги.

Filago arvensis L. Болотнинский р-н, окр. с. Новобибеево, в составе пионерной группировки в заброшенной части гранитного карьера, N 55°41′, E 83°45′, 20 VI 2007, Н. Н. Лащинский, А. Д. Клещев. Обилен в нарушенных местообитаниях. В Алтайском крае встречается в сухих сосновых борах на песчаной почве. Вид распространен в Западной Сибири, Европе, Малой и Средней Азии, Тибете, Монголии, Сев.-Вост. Китае.

Poa bulbosa L. Баганский р-н, западнее с. Грушевка, солонцеватая степь, N 53°54′, E 77°08′, 31 V 2006, А. Ю. Королюк. Находится на северо-восточной границе ареала. Встречается в солонцеватых степях, по опесчаненным участкам террас оз. Баган. На отдельных участках обилен — выступает в качестве содоминанта. Единственная популяция на территории Новосибирской обл. находится в хорошем состоянии, так как выпасается слабо. Изредка встречается на территории Алтайского края (чаще в южной части), где приурочен к песчаным ландшафтам, произрастает преимущественно в солонцеватых злаково-полынных степях, иногда доминирует, формируя раннелетний аспект. Мятлик луковичный широко распространен на юге Европы, в Средиземноморье, в Передней Азии, Средней Азии и Казахстане, отмечен для Гималаев и Джунгарии.

Ranunculus pedatus Waldst. et Kit. var. *silvistepaceus* (Dubovik) Luferov Карасукский р-н, окр. с. Белое, степь, N 53°59′, E 77°21′, 1 VI 2006, А. Ю. Королюк. Отмечен в составе остепненных лугов и солонцеватых степей. Численность популяций невысокая. Растение цветет рано (конец мая—начало июня), ко времени плодоношения его листья засыхают. Большую часть лета проводит в состоянии покоя. Вероятно, в силу этого редко собирается коллекторами. Изредка встречается на территории Алтайского края, где приурочен к лесостепным ландшафтам, произрастает преимущественно по солонцеватым степям и лугам, не бывает обильным. Распространен в европейской части России и Казахстане, на юге Западной Сибири.

Stipa pennata subsp. *sabulosa* (Pacz.) Tzvelev. Баганский р-н, западнее с. Грушевка, степь, N 53°54′, E 77°08′, 31 V 2006, А. Ю. Королюк. Выступает содоминантом в составе степных сообществ по песчаным участкам древних береговых валов и террас оз. Баган. Во «Флоре Сибири» (Ломоносова, 1990) приводится для сопредельной территории Алтайского края, где выступает одним из активных участников ксерофитного комплекса на песчаных массивах, особенно в составе ленточных боров. Распространен в степной зоне на востоке части европейской России, в Казахстане и по югу Западно-Сибирской равнины.

Новые виды для Кемеровской области

Carex alba Scop. Юргинский р-н, 6 км вверх по течению р. Кандереп от с. Проскоково, заболоченный еловый лес в пойме реки, 13 V 2007, Н. Н. Лащинский, С. А. Шереметова, Т. Е. Буко; Юргинский р-н, окр. с. Чахлово, еловый лес, 15 V 2007, С. А. Шереметова, Т. Е. Буко; Мариинский р-н, окр. с. Подъельники, заболоченный кедрово-осиново-березовый лес, 10 VI 2007, Н. Н. Лащинский, С. А. Шереметова, Т. Е. Буко. Доминирует в напочвенном покрове болотистых еловых лесов в поймах малых рек. В Западной Сибири указывается только одно, более западное местонахождение этого вида в Омской обл. (Малышев, 1990). Недавно обнаружен в Новосибирской обл. (Королюк, Клещева, Лащинский, 2005).

Galium wirtgenii F. Schultz. Междуреченский р-н, хр. Тигиртиш, моренные отложения под снежником в каре, 27 VII 2007, С. А. Шереметова. В небольшом обилии в составе пионерной группировки. Евразийский вид с дизъюнктивным ареалом. Встречается в Горном Алтае. Приведенное местонахождение ограничивает северо-западное распространение вида в Сибири (Наумова, 1996).

Luzula rufescens Fisch. ex E. Mey. Тисульский р-н, окр. с. Тамбар, N 55°37′, E 88°33′, высота 316 м н. у. м., левый берег р. Дудет, заболоченный осоково-сфагновый еловый лес, 06 VI 2007, Н. Н. Лащинский, С. А. Шереметова, Т. Е. Буко. В небольшом обилии под пологом леса. Азиатский вид, встречается в Горном Алтае и на территории Томской обл. (Ковтонюк, 1987).

Stipa praecapillata Alech. Чебулинский р-н, окр. с. Шестаково, коренной берег р. Кия, ковыльная степь, 23 VIII 2005, С. А. Шереметова, Т. Е. Буко, Г. И. Яковлева. Основной доминант ковыльной степи на крутом юго-западном склоне. Евросибирский вид, отмечен в Омской и Курганской областях и на территории Алтайского края. Приведенное местонахождение является самым северным в Сибири (Ломоносова, 1990).

Благодарности

Работы по изучению флоры и растительности Южной Сибири проводились при поддержке Международной благотворительной организации «МСОП — Всемирный Союз Охраны Природы» (Швейцария) (грант № КАА030), Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 08-04-00055).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ковтонюк Н. К. Семейство *Juncaceae* — Ситниковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 16—43.

Королюк А. Ю., Клещева Е. А., Лащинский Н. Н. Флористические находки в Новосибирской области и на юге Алтайского края // Turzaninowia. 2005. Т. 8. Вып. 2. С. 30—34.

Красноборов И. М., Крапивкина Э. Д., Ломоносова М. Н. и др. Определитель растений Кемеровской области. Новосибирск, 2001. 477 с.

Красноборов И. М., Ломоносова М. Н., Шауло Д. Н. и др. Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск, 2000. 492 с.

Ломоносова М. Н. Семейство *Poaceae* — Мятликовые. Род *Stipa* — Ковыль // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 222—230.

Малышев Л. И. Семейство *Cyperaceae* — Осоковые. Род *Carex* — Осока // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 3. С. 35—171.

Наумова Е. Г. Семейство *Rubiaceae* — Мареновые // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 12. С. 110—125.

Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1985. 158 с.

Тимохина С. А. Семейство *Ranunculaceae* — Лютиковые. Род *Ceratocephala* — Рогоглавник // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 159.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The records of 7 species in the Novosibirsk Region and 4 species in the Kemerovo Region floras are reported.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 578.67

© А. Ю. Буданцев

ПРИМЕНЕНИЕ ПАРАПЛАСТОВ ДЛЯ ЗАЛИВКИ БОТАНИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

A. Yu. BUDANTSEV. THE USE OF PARAPLASTS FOR EMBEDDING BOTANICAL MATERIAL

Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН
142290 Пущино, Институтская ул., 3
E-mail: budantsev@mail.ru
Поступила 24.01.2008
Окончательный вариант поступил 24.11.2008

Представлены результаты применения методики заливки ботанического материала (апикальная часть корней лука) в парапласты. Показано, что из материала, залитого в парапласты типа Regular и Plus, получают срезы толщиной 5—10 мкм высокого качества. Парапласт типа X-Tra можно рекомендовать для получения серийных срезов толщиной 2—4 мкм.

Ключевые слова: парафиновая заливка, парапласты, тонкие серийные срезы, апикальная часть корней.

Хорошо известно, что для получения срезов ботанических объектов широко используется парафиновая заливка (Прозина, 1960; O'Brien, McCully, 1981; Gahan, 1984; Паушева, 1988; Барыкина и др., 2004). Однако при заливке в парафин довольно сложно получить серийные срезы толщиной 2—3 мкм, для чего необходимо подбирать более «жесткий» парафин, т. е. с более высокой температурой плавления.

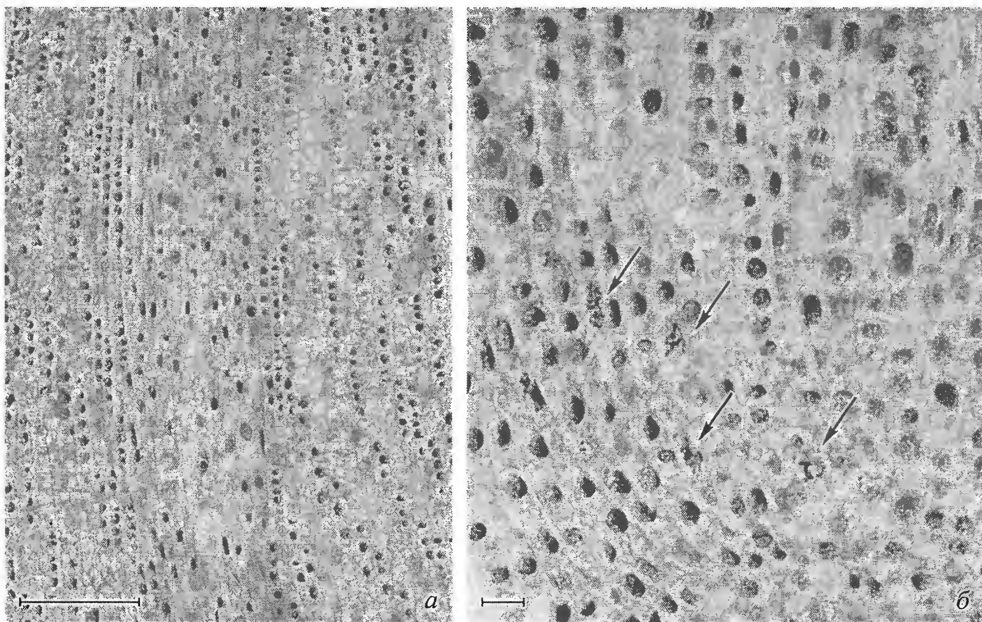
Фирма Сигма-Алдридж выпускает 3 типа парапластов: Paraplast Regular, Paraplast Plus и Paraplast X-Tra (фирма Sigma-Aldrich). Первые два вида парапластов представляют композицию обычного парафина с температурой плавления около 56°C с диметилсульфоксидом, что увеличивает скорость проникновения парапласта в ткань, и, таким образом, сокращается время заливки материала. Для приготовления срезов толщиной в пределах 2—4 мкм фирма рекомендует парапласт X-Tra, включающий высокоочищенный парафин и низкомолекулярные полимеры для понижения температуры заливки и лучшей устойчивости залитой ткани к сжатию при резке. Температура плавления парапласта X-Tra лежит в пределах 50—54.4 °C (в соответствии с сертификатом анализа парапласта X-Tra фирмы Sigma-Aldrich).

Мы провели сравнительный анализ всех трех типов парапласта при заливке ботанического материала на примере меристемной части корней лука *Allium cepa* для получения серийных срезов в диапазоне 2—5 мкм. Получение серийных срезов такой толщины необходимо для изучения цитологических особенностей клеток и трехмерной реконструкции клеточной топографии в органах с использованием специальных компьютерных технологий (Буданцев, Айвазян, 2005; Fiala, 2005).

Материал и методика

Использовались корешки лука *Allium cepa* длиной 2.5—3 см (после 2—4 сут проращивания) в условиях, соответствующих рекомендации (Jensen, Kavaljian, 1958). Выделялась апикальная часть корней длиной 4—5 мм, в 12 ч, в период максимальной активности митозов в меристемной части корня (Jensen, Kavaljian, 1958). Выделенные образцы сразу же помещались в фиксатор Бродского (формалин 40 % : этиловый спирт 96 % : ледяная уксусная кислота в соотношении 3 : 1 : 0.3; объем фиксатора 5 мл — 10—15 корешков) на 24 ч. В конце фиксации из первоначальных кусочков корней (4—5 мм) вырезались кончики корней длиной 1.5—2 мм, которые затем подвергались дальнейшей обработке по двум стандартным схемам.

I схема: 1) промывка от фиксатора: 3 раза по 2 мл 70 %-м спиртом; 2) перенос кусочков в раствор кармина по Сноу (Сухарева, Батурин, 1994) на 24 ч (объем раствора 2 мл); 3) отмывка красителя 70 %-м спиртом — 3 раза по 2 мл; 4) проводка в серии растворов этилового спирта, смеси этилового спирта и ксилола в разном соотношении: 96%-й спирт (2 раза), 100%-й спирт (2 раза), ксилол +100%-й спирт (1 : 2), ксилол +100%-й спирт (2 : 1); ксилол (2 раза). Объем каждого раствора — 2 мл, время нахождения образцов ткани в каждом растворе — 1 ч при комнатной температуре; 5) заключение в двух типах парапласта. Условия заключения: в парапластах типа Regular и Plus в термостате при температуре 56°C в двух порциях парапластов: в первой — в течение 2 ч, во второй (окончательная заливка) — в течение 3 ч. Аналогично проводилась заливка материала в парапласт типа X-Tra , но при температуре 50 °C. Окончательная заливка проводилась в специальных разборных металлических формочках диаметром 8 мм, высотой 10 мм.



Фотографии продольных срезов апекса корня.

а — общий вид продольного среза корня. Толщина среза 3 мкм, парапласт X-Tra. Объекти 20×. *б* — продольный срез в области инициалей, хорошо видны фазы митоза (показаны стрелками). Толщина среза 3 мкм, парапласт X-Tra. Объектив 40×. Масштабные линейки — 50 мкм.

II схема: 1) промывка от фиксатора — 24 ч в проточной водопроводной воде; 2) проводка через этиловый спирт: 30%-, 50%- и 70%-й спирт (объем каждого раствора 2 мл, по 2 ч при комнатной температуре); 3) дальнейшая обработка см. Схема I, начиная с п. 2.

Срезы приготавливались на ротационном микротоме фирмы «Рейхерт». Толщина срезов в разных сериях опытов была 2—5 мкм. Срезы расправлялись на воде на стандартном нагревательном столике. Парапласт удалялся из срезов ксилолом (3—5 мин) и срезы заключались в канадский бальзам.

Препараты анализировались на инвертированном микроскопе IX71 фирмы «Олимпус» (Япония) и фотографировались при помощи цифрового фотоаппарата Олимпус Е-330. Полученные фотографии корректировались при помощи программы Adobe Photoshop 7.0.

Результаты и обсуждение

Из материала, залитого в парапласты типа Regular и Plus, можно приготовить серийные срезы толщиной 5 мкм с хорошим сохранением структуры ткани и высокого качества (чистый цвет парапласта и высокая гомогенность расплава парапласта). Однако более тонкие срезы часто образуют «гофрированные» ленточки и трудно расправляются, что объясняется «мягкостью» указанных типов парапласта. Наиболее интересные результаты, с нашей точки зрения, получаются при использовании парапласта X-Tra. В соответствии с описанием свойств этого типа заливочной среды допускается уверенное получение срезов толщиной 2—4 мкм. В наших экспериментах подтверждается возможность получения серийных срезов толщиной 2—3 мкм. Естественно, что получение срезов такой толщины требует особенно большой тщательности в подготовке микротомного ножа перед резкой (высокое качество режущей кромки, чистота поверхности ножа, правка ножа перед резкой каждого блока, правильная установка угла ножа относительно блока ткани). На рисунке представлены фотографии продольных срезов (толщина 3 мкм) кончика корня. Видны хорошая сохранность структуры клеток, детали хроматина ядер и фигуры митоза. Особо следует подчеркнуть низкую температуру плавления парапласта X-Tra (50—54.4 °С), но «твердость» этого типа парапластов обеспечивается, по-видимому, добавкой низкомолекулярных полимерных добавок. Получены одинаковые результаты при использовании обеих использованных схем проводок материала, хотя при проведении окраски по методу Сухаревой—Батурина более рациональная проводка по схеме I.

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 07-04-00510).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р. П. и др. Справочник по ботанической микротехнике (основы и методы). М., 2004. 311 С.

Буданцев А. Ю., Айвазян А. Р. Компьютерная 3-мерная реконструкция биологических объектов с использованием серийных срезов / Морфология. 2005. Т. 127. № 1. С. 72—78

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1988. 271 С.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 С.

Сухарева Н. Б., Батурин С. О. Усовершенствование методики приготовления постоянных цитологических препаратов // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 131—133.

Fiala J. C. Reconstruct: a free editor for serial section microscopy // J. Microscopy. 2005. Vol. 218. Pt 1. P. 52—61.

Gahan P. B. Plant histochemistry and cytochemistry. London, 1984. 301 P.

Jensen W. A., Kavaljian L. G. An analysis of cell morphology and the periodicity of division in the root tip of *Allium cepa* // Amer. J. Bot. 1958. Vol. 45. N 5. P. 365—372.

O'Brien T. P., McCully M. E. The study of plant structure. Principles and selected methods. Australia, 1981. Chapter 4. P. 4.36—4.40.

SUMMARY

The results of embedding botanical objects (the *Allium cepa* root apical zone) in paraplasts are represented. It is possible to obtain good sections 5—10 μ thick using the Paraplast Regular and Paraplast Plus embegging. The Paraplast X-Tra is recommended for serial sections 2—4 μ thick.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.734 (571.63)

© С. А. Волкова,[1] Л. М. Пшенникова,[2] П. Г. Горовой[1]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ РОДА *DASIPHORA* (*ROSACEAE*) РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

S. A. VOLKOVA, L. M. PSHENNIKOVA, P. G. GOROVOY. THE CHROMOSOME NUMBERS OF SPECIES *DASIPHORA* (*ROSACEAE*) FROM THE RUSSIAN FAR EAST

[1] Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232)314-050
E-mail: volkova_lana@mail.ru
[2] Ботанический сад-институт ДВО РАН
Владивосток, ул. Маковского, 142
Факс (4232)388-041
Поступила 28.08.2008

Приведены числа хромосом для дальневосточных видов *Dasiphora* Rafin.: *D. mandshurica* (2n = 14, 28, 36, 42), *D. davurica* (2n = 28, 35, 36), *D. davurica* var. *flava* (2n = 14), *D. gorovoii* (2n = 14, 28).
Ключевые слова: *Dasiphora,* числа хромосом, Приморский край, Дальний Восток, Россия.

Виды рода *Dasiphora* Rafin. (Юзепчук, 1941; Воробьев и др., 1966; Пшенникова, 2006; Флора.., 2006) в сводках о флоре России и Дальнего Востока также рассматриваются в составе родов *Potentilla* L. (Ohwi, 1965; Ворошилов, 1966, 1982, 1985; T. B. Lee, 1993; Y. N. Lee, 1996; Park, 2007) или *Pentaphylloides* Hill. (Черепанов, 1995; Сосудистые.., 1996) и поэтому в литературе о числах хромосом сведения о *Dasiphora* могут быть опубликованы в сообщениях о кариологическом изучении упомянутых родов. В бореальной части Евразии и Америки (особенно в горных областях) широко распространен полиморфный вид *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. («курильский чай») с основным числом x = 7. В восточной части ареала у побережья Японского моря в Приморском крае произрастают несколько видов этого рода. Ареалы этих таксонов почти совпадают с распространением «ольгинских» эндемов (*Larix olgensis* A. Henry, *Silene olgae* (Maxim.) Rohrb., *Artemisia olgensis* (Vorobiev) Worosch., *Saussurea sovietica* Kom., *Dendranthema sichotensis* Tzvel., *Dracocephalum multicolor* Kom.). Недавно (Пшенникова, 2006) к «ольгинским» эндемам добавился новый вид *Dasiphora.* В настоящей статье представлены результаты исследования чисел хромосом видов *Dasiphora* Дальнего Востока.

Для изучения хромосом использовали меристему формирующихся корней взрослых растений из коллекции Ботанического сада-института ДВО РАН. Кончики корней предобрабатывали 0.5%-м водным раствором колхицина, фиксировали смесью Карнуа (6 : 3 : 1) и окрашивали по Фёльгену с предварительным гидролизом в соляной кислоте (1 : 1) в течение 18—20 мин при комнатной температуре (Абрамова, 1988; Паушева, 1988). Определение хромосомных чисел проводили на временных давленых препаратах.

Dasiphora davurica (Nestl.) Kom., **2n = 28, 35, 36.** Ботанический сад-институт ДВО РАН, коллекция живых растений, собранных с гор Сестра (г. Находка) и Чертов Утес (г. Партизанск). В литературе приводится диплоидное число хромосом для этого вида 2n = 14 под разными названиями: *Pentaphylloides davurica* (Nestl.) Ikonn. (Курбатский, 1988) и *P. glabrata* (Willd. ex Schlecht.) O. Schwarz (Хромосомные.., 1969).

Dasiphora davurica var. *flava* (Worosch.) Gorovoi, Pshennikova et Volkova comb. nova (*Potentilla davurica* Nestl. var. *flava* Worosch.), **2n = 14**. Число хромосом определено впервые. Коллекция живых растений Ботанического сада-института ДВО РАН, собранных из locus classicus разновидности. В 1969 г. В. Н. Ворошиловым (Ворошилов, 1972) в Ольгинском р-не Приморского края на известковых скалах была найдена разновидность «курильского чая», уклоняющаяся от типа, что позволило ему описать новый таксон *Potentilla davurica* Nestl. var. *flava* Worosch. Отличается от *Dasiphora davurica* var. *davurica* ярко-желтыми цветками и более мелкими листочками с сизым оттенком, характером опушения чашечки и чашелистиков (наружные чашелистики эллиптические, голые, внутренние чашелистики слегка опушены в верхней трети, чашечка без опушения).

Dasiphora mandshurica (Maxim.) Juz., **2n = 14, 28, 36, 42**. Коллекция Ботанического сада ДВО РАН, растения собраны из locus classicus (Ольгинский р-н). В литературе указывается 2n = 14 (Хромосомные.., 1969).

Dasiphora gorovoii Pshennikova, **2n = 14, 28**. Число хромосом определено впервые. Коллекция Ботанического сада ДВО РАН, растения собраны из locus classicus (Ольгинский р-н).

У трех дальневосточных видов *Dasiphora* выявлена внутривидовая полиплоидия: число хромосом колеблется от ди- до гексаплоидного уровня при основном числе x = 7. Вероятно, это явление характерно для видов этого рода. У вида *Dasiphora fruticosa*, который встречается в Северной Америке, Европе, Юго-Восточной и Центральной Азии, частично заходит в Среднюю Азию и горные системы Урала и Кавказа, указывается внутривидовая полиплоидия. Число хромосом колеблется от ди- до октоплоидного уровня при основном числе x = 7 (Соколовская, 1982). Полиплоидию разные авторы объясняют половым полиморфизмом. Так, по данным A. J. Richards (1975), диплоиды формируют только обоеполые цветки, тетраплоиды — обоеполые или однополые, гекса- и октоплоиды — только однополые. Исследования полового полиформизма у *Dasiphora fruticosa* (*Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz) в горах Южной Сибири (Годин, 2002) показали связь между уровнем плоидности и половой дифференциацией; т. е. все ценопопуляции диплоидных растений состоят только из обоеполых особей, в состав ценопопуляций гексаплоидных растений входят особи трех половых форм. Также выявлено, что количество ценопопуляций гексаплоидных растений возрастает при увеличении высоты над уровнем моря и при переходе от степных к субальпийским луговым сообществам и в этих ценопопуляциях преобладают женские или обоеполые особи.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Интеграционного проекта СО РАН и ДВО РАН № 06-II-СО-05-021 и проекта РФФИ ДВО РАН № 06-04-96020.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. И. Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зернах культурных растений: Методические указания. Л., 1988. 62 с.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 477 с.

Ворошилов В. Н. Новые таксоны из флоры Дальнего Востока // Бюл. Главн. бот. сада. 1972. Вып. 83. С. 34—38.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. 139—200 с.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. 491 с.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в естественных условиях горного Алтая // Бот. журн. 2002. Т. 7. № 9. С. 92—99.

Курбатский В. И. *Pentaphylloides* Duhamel — Пятилистник // Флора Сибири. *Rosaceae*. Новосибирск, 1988. Т. 8. С. 36—38.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений М., 1988. 271 с.

Пшенникова Л. М. Новый вид рода *Dasiphora* (*Rosaceae*) с Дальнего Востока России // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 6. С. 951—954.

Соколовская А. П. Полиплоидия среди цветковых растений разных ландшафтов СССР // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1982. Т. 75. Вып. 3. С. 1—128.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. 382 с.

Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Юзепчук С. В. Род Курильский чай — *Dasiphora* Raf. // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10. С. 68—73.

Lee T. B. Illustrated Flora of Korea. Seoul, 1993. 990 p.

Lee Y. N. Flora of Korea. Seoul, 1996. 1238 p.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

Park C. W. The Genera of Vascular Plants of Korea. Seoul, 2007. 1482 p.

Richard A. J. Notes on the sex and age of *Potentilla fruticosa* in upper Teesdale // Transactions Natur. Hist. Soc. Northumbra. 1975. Vol. 42. N 3. P. 84—97.

SUMMARY

Cromosome numbers (2n) are given for Far Eastern *Dasiphora* Rafin. taxa: *D. mandshurica* (2n = 14, 28, 36, 42), *D. davurica* (2n = 28, 35, 36), *D. davurica* var. *flava* (*Potentilla davurica* Nestl. var. *flava* Worosch.) (2n = 14), *D. gorovoii* (2n = 14, 28). The chromosome number for the 2 taxa are counted for the first time.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57)

© М. П. Андреев, Л. В. Гагарина, Д. Е. Гимельбрант, А. А. Добрыш, О. А. Катаева, Е. С. Кузнецова, И. И. Макарова, И. Н. Урбанавичене

ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА НИКОЛАЕВИЧА ТИТОВА (1959—2008)

M. P. ANDREEV, L. V. GAGARINA, D. E. HIMELBRANT, A. A. DOBRYSH, O. A. KATAEVA, E. S. KUZNETSOVA, I. I. MAKAROVA, I. N. URBANAVICHENE. IN MEMORIAM: ALEKSANDER NIKOLAEVICH TITOV (1959—2008)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12,
E-mail: lichenbin@yandex.ru
Поступила 22.12.2008

Российская и мировая наука понесла тяжелую утрату: 9 августа 2008 г. в С.-Петербурге трагически погиб Александр Николаевич Титов. Имя Александра Николаевича Титова — талантливого ботаника-лихенолога, доктора биологических наук, широко известно в нашей стране и за рубежом.

А. Н. родился 10 марта 1959 г. в Ленинграде. В 1981 г. он закончил кафедру ботаники Ленинградского государственного университета (ЛГУ), затем до 1985 г. учился в аспирантуре Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН РАН). Вся его научная деятельность еще со студенческих времен была тесно связана с этим крупнейшим ботаническим учреждением, в котором он прошел путь от лаборанта до ведущего научного сотрудника Лаборатории лихенологии и бриологии.

Наибольшее влияние на становление А. Н. Титова как специалиста оказали его учителя и коллеги — заведующая лабораторией и научный руководитель, доктор биологических наук Н. С. Голубкова и профессор Упсальского университета (Швеция), крупнейший специалист по порошкоплодным лишайникам Leif Tibell.

Около 30 лет своей жизни А. Н. Титов посвятил изучению калициоидных лишайников и грибов. Первые исследования представителей этой группы он проводил в Ленинградской обл. еще будучи студентом. Его дипломная работа называлась «Калициевые лишайники в лихенофлоре Ленинградской области». Продолжив под руководством Н. С. Голубковой работы в выбранном направлении, в 1986 г. А. Н. успешно защитил кандидатскую диссертацию «Порошкоплодные лишайники СССР». Позже сконцентрировав внимание на группе микокалициевых, он в 2004 г. защитил докторскую диссертацию «Семейство *Mycocaliciaceae* Schmidt в Голарктике (систематика, экология, география, филогения)».

А. Н. принимал участие в многочисленных научных экспедициях, путешествуя по областям и республикам Советского Союза, от европейской части России до Дальнего Востока. Он побывал в Мурманской (1981, 1995), Ленинградской (1980—2005), Псковской (1981), Белгородской (1983) и Ярославской областях

(2006, 2007), в Эстонии (1984), в Карелии (1979, 1991, 2000), в Краснодарском крае (1982, 1985, 1993, 1999), на Украине (1982), в Крыму (1989), на плато Путорана на Таймыре (1982), в Саянах (1984), в Иркутской обл. (1983), в Бурятии (1983), в Хабаровском (1990) и Приморском краях (1984, 1990, 1991), на Сахалине и Курилах (1989, 1996), на Камчатке (1984). Он работал на Кавказе и в Средней Азии — в Азербайджане (1987), Армении (1987), Грузии (1983, 1987, 1988), в Абхазии (2008), в Узбекистане (1985). А. Н. собирал материал и за пределами нашей страны — в Китае (1988, 1994, 1998, 1999), где он поднялся на перевалы Тянь-Шаня, достиг окраин Тибета, границ Кореи и Лаоса, бывал также в Польше (1989) и в Швеции (2000).



Он изучал материалы по калициевым лишайникам во многих ботанических учреждениях. Кроме Гербария Ботанического института РАН (LE) А. Н. провел тщательную ревизию коллекций в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины (KW), в университетах Хельсинки (H), Турку (TUR) и Упсалы (UPS), в Институте ботаники им. В. Шафера Польской АН в Кракове (KRAM-L), в Венгерском (BP) и Словацком (BRA) музеях естественной истории.

Начиная с 1983 г. им было опубликовано 66 научных трудов, в том числе его фундаментальная работа, которую теперь можно считать итоговой — «Микокалициевые грибы Голарктики» (2006).

А. Н. описал 25 новых для науки видов, опубликовал несколько новых комбинаций. Изданные им многочисленные эксикаты доступны исследователям в крупнейших ботанических центрах мира. Его труды востребованы, на их основе и с учетом его достижений проводится дальнейшее изучение сложной группы калициоидных лишайников и грибов.

А. Н. хорошо знали не только как прекрасного специалиста, но и как щедрого, открытого и доброжелательного человека, всегда готового помочь, подсказать, что-то сделать для других, передать свой опыт людям, особенно начинающим систематикам. Его всегда будут помнить, как настоящего товарища и друга.

Светлый образ А. Н. Титова навсегда останется в сердцах тех, кто его знал, кому довелось с ним работать и встречаться.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. Н. ТИТОВА

1983. Редкие виды порошкоплодных лишайников Северо-Запада СССР // Новости сист. низш. раст. Т. 20. С. 154—161.

Порошкоплодные лишайники севера Кавказского заповедника // Матер. 6-й Закавк. конф. по споровым растениям. Тбилиси. С. 124—125.

Новые для флоры СССР виды рода *Chaenothecopsis* // Бот. журн. Т. 68. № 11. С. 1571—1573.

1984. Порошкоплодные лишайники Северо-Запада плато Путорана // Новости сист. низш. раст. Т. 21. С. 179—183.

Порошкоплодные лишайники Ленинградской области // Матер. 7-й конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. С. 340—341.

1985. Порошкоплодные лишайники лесов СССР // Матер. 3-й Всесоюзн. конф. «Изучение грибов в биогеоценозах». Ташкент. С. 138—140.

Порошкоплодные лишайники Баргузинского и Байкальского заповедников // Новости сист. низш. раст. Т. 22. С. 191—196.

1986. Род *Phaeocalicium (Mycocaliciaceae)* в СССР // Бот. журн. Т. 71. № 3. С. 384—389.

Порошкоплодные лишайники СССР: Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Л. 16 с.

Порошкоплодные лишайники СССР: Дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Л. 269 с.

1990. Порошкоплодные лишайники Саяно-Шушенского государственного заповедника // Новости сист. низш. раст. Т. 27. С. 110—113.

Pyrgidium (Lichenes, Caliciales) — новый род во флоре СССР // Бот. журн. Т. 75. № 11. С. 1537—1538.

Порошкоплодные лишайники Белоруссии // Новости сист. низш. раст. Т. 27. С. 97—101. (Совместно с В. В. Голубковым).

1991. Лишайники порядка *Caliciales* с острова Кунашир (Курильские острова) // Бот. журн. Т. 76. № 4. С. 599—601.

Микроструктура поверхности оболочки спор порошкоплодных лишайников (порядок *Caliciales*) // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Вып. 1. С. 74—80.

К флоре лишайников острова Кунашир (Курильские острова) // Новости сист. низш. раст. Т. 28. С. 90—94. (Совместно с Л. И. Бредкиной, А. А. Добрышем, И. И. Макаровой).

1992. The genus *Chaenothecopsis* in the Russian flora // Abstr. 2 Intern. Lichenol. Symp. Bastad. P. 20.

1993. *Chaenothecopsis* in the Russian Far East // Nord. J. Bot. Vol. 13. P. 313—329. (Совместно с L. Tibell).

1994. A new *Stenocybe* species from Central Asia // Acta Bot. Fenn. Vol. 150. P. 197—199.

1995. К флоре лишайников Нижне-Свирского заповедника // Новости сист. низш. раст. Т. 30. С. 49—52. (Совместно с Н. С. Голубковой, С. В. Соколовой).

Species of *Chaenothecopsis* and *Mycocalicium* (*Caliciales*) on exudates // Bryologist. Vol. 98. P. 550—560. (Jointly with L. Tibell).

1996. Мхи, водоросли, лишайники Нижнесвирского заповедника. III. Лишайники // Флора и фауна заповедников. М. С. 29—32. (Совместно с Н. С. Голубковой, Л. А. Волковой, Е. О. Кузьминой и др.).

1998. *Caliciales* горного Крыма // Новости сист. низш. раст. Т. 32. С. 87—92.

Таблицы к определению порошкоплодных лишайников (порядок *Caliciales*) России // Там же. С. 92—110.

Семейство *Mycocaliciaceae* (*Caliciales* s. l.) — современный взгляд на положение семейства в системе аскомицетов // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл. X съезда РБО. Т. 2. СПб. С. 81—82.

Лишайники // Красная книга Республики Коми. М.; Сыктывкар. С. 244—256. (Совместно с Т. Н. Пыстиной, Я. Херманссоном).

New and rare calicioid lichens and fungi from relict tertiary forests of Caucasus and the Crimea // Folia Cryptogamica Estonica. Vol. 32. P. 127—133.

1999. *Chaenothecopsis tristis*, a rare resinicolous species of the *Mycocaliciaceae* // Mycotaxon. Vol. 70. P. 471—476. (Jointly with L. Tibell).

2000. Семейство *Mycocaliciaceae* в евразиатской Голарктике // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. Междунар. конфер., посвящ. 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН. СПб. С. 381—383.

Notes on calicioid lichens and fungi from the Gongga mountains (Sichuan, China) // Lichenologist. Vol. 32. N 6. P. 553—569.

2001. Калициоидные грибы и лишайники Китая // Новости сист. низш. раст. Т. 34. С. 102—108. (Совместно с Ц. Ч. Вэй).

Калициоидные лишайники и грибы Керетского архипелага (Белое море) // Там же. Т. 35. С. 126—129. (Совместно с Д. Е. Гимельбрантом, В. В. Мусяковой).

О некоторых интересных находках лишайников из Керетской Карелии (Karelia Keretina) // Тр. первой Российской лихенологической школы. Петрозаводск. С. 27—40. (Совместно с Д. Е. Гимельбрантом, В. В. Мусяковой).

Further notes on calicioid lichens and fungi from the Gongga mountains (Sichuan, China) // Lichenologist. Vol. 33. N 4. P. 303—314.

Chaenotheca gracillima — new species for the Central Europe // Biologia. Bratislava. Vol. 56. N 4. P. 361—362. (Jointly with E. Lisická).

2002. Новые данные о редких микокалициевых грибах из родов *Phaeocalicium* и *Stenocybe* (*Mycocaliciaceae*, *Caliciales* s. l.) // Бот. журн. Т. 87. № 6. С. 60—67. (Совместно с Е. А. Давыдовым, И. Н. Урбанавичене).

О нахождении эндемичного для Фенноскандии калициоидного гриба *Chaenothecopsis fennica* (Laurila) Tibell на Керетском архипелаге // Тез. докл. III науч. сессии морской биологической станции Санкт-Петербургского государственного университета. СПб. С. 22—23. (Совместно с Д. Е. Гимельбрантом, Е. С. Кузнецовой).

Нина Сергеевна Голубкова (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 87. № 9. С. 144—147. (Совместно с М. П. Андреевым, И. И. Макаровой, Н. В. Малышевой).

2003. Calicioid lichens and fungi described by J. Nádvornik // Mycotaxon. Vol. 87. P. 3—24. (Jointly with L. Tibell, E. Lisická).

2004. Микокалициевые грибы (*Lichenes*, *Mycocaliciaceae*) и ключ для их определения // Бот. журн. Т. 87. № 7. С. 1153—1165.

К лихенобиоте Быстринского природного парка (Камчатка). Калициоидные лишайники и грибы // Докл. IV науч. Конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», Петропавловск-Камчатский, 18—19 ноября 2003 г. Петропавловск-Камчатский. С. 88—95. (Совместно с Е. С. Кузнецовой, Д. Е. Гимельбрантом).

Семейство *Mycocaliaceae* Schmidt в Голарктике (систематика, экология, география, филогения): Автореф. дис. на соиск. уч. степ. доктора биол. наук. СПб. 36 с.

Калициум зеленый // Красная книга природы Санкт-Петербурга. СПб. С. 366—367.

Calicoid lichens and fungi from Kamchatka peninsula, Russia // Symb. Bot. Ups. Vol. 34. N 1. P. 455—464. (Jointly with E. S. Kuznetsova, D. E. Himelbrant).

2005. Материалы к лихенофлоре биосферного заповедника «Катунский». I. Калициоидные лишайники (*Caliciales* s. l.) // Тр. заповедника «Тигирекский». Вып. 1. С. 188—191. (Совместно с Е. А. Давыдовым).

Calicioid lichens and fungi of Hungary // Abstr. XVII Intern. Bot. Congr. Vienna. P. 379. (Jointly with L. S. Lőkös, E. E. Farkas, L. Tibell).

2006. Материалы к лесной лихенобиоте Ярославской области (Россия). 1. Калициоидные лишайники и грибы // Тр. Междунар. совещ., посвященного 120-летию со дня рождения В. П. Савича «Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований», СПб., 24—27 октября 2006 г. С. 158—166. (Совместно с Е. Э. Мучник, А. А. Добрышем, И. И. Макаровой).

Калициоидные грибы и лишайники России // Там же. С. 251—258.

Микокалициевые грибы Голарктики. М. 296 с.

2007. Лишайники (35 очерков) // Красная книга Камчатки. Т. 2. Растения, грибы, термофильные микроорганизмы. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С. 255—296. (Совместно с Д. Е. Гимельбрантом, Е. С. Кузнецовой, А. В. Домбровской).

Chaenothecopsis dolichocephala — новый вид калициоидного гриба для Европы // Микология и фитопаталогия. Т. 41. Вып. 5. С. 421—424. (Совместно с А. В. Гудовичевой).

Предварительный список лишайников Ярославской области // Новости сист. низш. раст. Т. 41. С. 229—245. (Совместно с Е. Э. Мучник, А. А. Добрышем, И. И. Макаровой).

Неожиданная находка *Phaeocalicium polyporaeum* (Nyl.) Tibell на Северо-Западе Европейской России // Новости сист. низш. раст. Т. 41. С. 193—195. (Совместно с Д. Е. Гимельбрантом).

Дополнения к видовому составу лишайников Алтайской горной страны. II // Turczaninowia. Т. 10. № 1. С. 60—67. (Совместно с Е. А. Давыдовым, С. П. Замора).

Lichens of Vepssky Forest protected area (Eastern Leningrad Region, Russia) with special emphasis on the indicator species of habitats with long ecological continuity // Botanica Lithuanica. Vol. 13. N 3. P. 171—179. (Jointly with E. Kuznetsova, D. Himelbrant).

2008. О новых для Тверской области видах лишайников // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 113. Вып. 3. С. 86—90. (Совместно с А. А. Нотовым, Г. П. Урбанавичюсом).

Некоторые итоги изучения калициоидных грибов и лишайников в национальном парке «Завидово» // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Матер. XII съезда РБО. Петрозаводск. С. 209—212. (Совместно с А. А. Нотовым).

Профессор А. А. Еленкин — основатель лихенологической школы России // Там же. С. 246—249.

Калициоидные лишайники Кавказа // Матер. Междунар. конфер. «Актуальные проблемы ботаники в Армении», посвященной 70-летию Института ботаники, ботанического института НАН РА и 90-летию академика В. О. Казаряна (6—9 октября, 2008 г., Ереван). Ереван. С. 231—234.

Определитель лишайников России. Вып. 10. СПб., Наука. 516 с. (Совместно с М. П. Андреевым, Д. Е. Гимельбрантом, Н. С. Голубковой, А. А. Добрышем, О. А. Катаевой, Ю. В. Котловым, И. И. Макаровой, Т. Ю. Толпышевой, И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюсом).

К изучению лишайников Дарвинского государственного природного биосферного заповедника (Вологодская и Ярославская области) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биоло-

гия и экология. Вып. 8. № 20 (80). С. 159—164. (Совместно с Е. Э. Мучник, Н. С. Голубковой, А. А. Добрышем, И. И. Макаровой).

Калициоидные грибы и лишайники национального парка «Завидово» // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 10. 31 (91). С. 171, 188. (Совместно с А. А. Нотовым, Д. Е. Гимельбрантом).

Lichens in the Darwinsky Nature Reserve (Southern taiga subzone, north-western segment of European Russia) // Abstr. XVII Symp. Baltic Mycologists and Lichenologists. Estonia, Saaremaa, Mändjala, 17—21 September 2008. Tartu. P. 11—12. (Jointly with E. E. Muchnik, A. A. Dobrysh, I. I. Makarova).

Предварительные итоги изучения разнообразия лишайников в лесных сообществах национального парка «Плещеево озеро» // Лесоведение, 2008. (Совместно с Е. Э. Мучник, А. А. Добрышем, И. И. Макаровой).

Some results and prospects of lichen research in South Taiga subzone (Jaroslavl reg. Russia) // Int. field meeting «Lichens of boreal forests» and fourth Russian lichenological workshop. Syktyvkar, 26 May—01 June, 2007. (Jointly with E. E. Muchnik, A. A. Dobrysh, I. I. Makarova).

Rare xerophytes species of the genus *Phaeocalicium* // Lichenologist. (Jointly with E. B. Peterson).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 582.4 (571.74)

© С. Г. Шиятов

А. Н. БЕРКУТЕНКО. ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ СЕВЕРНОГО САХАЛИНА. Иркутск: Изд-во Облмашинформ, 2007. 68 с.

S. G. SHIYATOV. *A. N. BERKUTENKO.* WOODY PLANTS OF NORTHERN SAKHALIN. IRKUTSK, 2007. 68 P.

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Поступила 16.12.2008

Северный Сахалин, несмотря на свою отдаленность, еще не так давно был у всех на слуху в связи с проектами по газо- и нефтедобыче Сахалин-1 и Сахалин-2. На самом деле история нефтедобычи на северном Сахалине началась еще в 1879 г., когда были обнаружены первые признаки нефти, а в 1910 г. в окрестностях пос. Охи была получена первая промышленная нефть партией под руководством горного инженера А. В. Миндова. С тех пор интерес к северному Сахалину не угасал. Надо ли говорить, что в условиях интенсивного промышленного освоения региона вопрос о сохранении биоразнообразия, особенно его наиболее уязвимой компоненты — растениях, стоит особенно остро. Но, как ни странно, в отличие, например, от Аляски с ее нефтепроводами, имеющей книги о флоре не только штата в целом и отдельных его частей, но и по отдельным участкам вдоль автодорожных магистралей в горах, северный Сахалин не имел изданной на современном уровне сводки по дендрофлоре. Последняя и единственная работа, охватывавшая разнообразие древесных растений Сахалина (острова в целом) принадлежит перу А. И. Толмачева (1956). Она иллюстрирована немногочисленными черно-белыми фотографиями, полиграфическое исполнение которых оставляет желать лучшего. Несмотря на очевидное научное достоинство этой сводки для своего времени, приходится признать ее устаревшей, поскольку с тех пор изменилась номенклатура многих таксонов, сделаны новые флористические находки, уточнившие географию видов на Сахалине и обогатившие его флористический состав. Задачу восполнить пробел в познании и популяризации разнообразия дендрофлоры северного Сахалина взяла на себя А. Н. Беркутенко, известный ботаник, имеющая многолетний опыт изучения флоры Северо-Востока Азии, сотрудник Института биологических проблем Севера ДВО РАН (г. Магадан).

Подготовленная ею книга «Древесные растения северного Сахалина» — это первый иллюстрированный атлас, предназначенный для знакомства с древесными растениями, произрастающими на территории трех лесхозов — Ногликского, Охинского и Александровского, расположенных на северном Сахалине и занимающих территорию 2533 тыс. га. Эта территория почти совпадает с границами Шмидтовского и Северо-Сахалинского флористических районов Охотско-Камчатской провинции.

Приведенные в атласе 260 цветных фотографий растений, сделанные автором в природе во время полевых экспедиций, позволяют идентифицировать 84 древесных вида, разделенные на 4 группы: а) деревья, б) лианы, в) кустарники, г) кустарнички и полукустарнички, произрастающие в северной части острова Сахалин. Фотографии дополняют тексты, содержащие характеристику морфологических признаков, данные об экологии, биологических особенностях, хромосомных числах (2 n), дате и месте описания видов, общем ареале вида за пределами российского Дальнего Востока. Для 75 видов приведены точечные карты распространения на российском Дальнем Востоке. Книга адресована в первую очередь работникам лесхозов для определения видовой принадлежности древесных растений, от которых (в лице директора Ногликского лесхоза К. В. Хрянина) и поступил заказ на ее издание. Но она также может быть полезна и широкому кругу читателей: экологам, ботаникам, географам, работникам природоохранных организаций, школьникам, учителям, студентам и всем, желающим познакомиться с северной природой одного из наиболее удаленных регионов России. Альбомный формат, твердый красочный переплет, высокое качество бумаги, превосходные фотографии, показывающие растения в разных ракурсах и разных фенофазах (в цвету и в плодах), выгодно отличают данное издание от других атласов-определителей и позволяют познакомиться практически со всем разнообразием древесных растений северного Сахалина. Поскольку в книге представлены фотографии как общего вида, так и отдельных частей растений (кора, листья, цветки, плоды крупным планом), необходимость в определительных ключах отпадает. Книга посвящена первому директору — организатору ботанического сада в Южно-Сахалинске, ботанику-ветерану Анне Михайловне Черняевой, вся жизнь которой являет собой пример бескорыстного служения науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Толмачев А. И. Деревья, кустарники и деревянистые лианы Сахалина. М.; Л., 1956. 172 с.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 6)

Стр.

PLANTAE FOSSILES

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной зависимости и актуальности представленных материалов.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам и рисунки): для обзорных статей — до 30 стр., для оригинальных статей, сообщений, систематических обзоров — 25, описания новых таксонов, флористических находок, по охране растительного мира — 15, для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.
6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.
8. Текст статьи: Цели и задачи исследования, Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.
9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

При оформлении систематических обзоров и описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указываются фамилии авторов и номер рисунка, обозначаются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки.

Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная.., 1999).

Примеры библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Грейтер В. и др. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flovering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., Murty G. S. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

При описании таксонов, оформлении таксономических обзоров и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать «Международному кодексу ботанической номенклатуры (Сент-Луисский)». СПб., 2001, с учетом изменений и дополнений, принятых на XVII МБК в Вене, в 2005 г. (см.: Егорова Т. В. Об основных номенклатурных предложениях по дополнению и изменению «Международного кодекса ботанической номенклатуры», принятых на заседаниях Номенклатурной секции XVII Международного ботанического конгресса, 12—16 июля 2005 г., Вена // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 1232—1241). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты их описаний. Для палеоботанических работ описание должно быть представлено на латинском или английском языках и сопровождаться текстом на русском языке.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться присылкой типа или изотипа этих таксонов. Гербарий присылать на имя ответственного секретаря Редакционной коллегии Малышевой Н. В. Далее он передается на хранение в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Электронная копия рукописи. К 2 экземплярам рукописи, подписанной авторами, необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Иллюстрированный материал (рисунки, фотографии и пр.) нужно представить на дискетах или CD-дисках в виде отдельных файлов с обязательной их распечаткой или с приложенными оригиналами. Цифровые изображения, представляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5″, CD, MO (до 640 Мб), ZIP (до 100 Мб), Flash. носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.

Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте: http://binran.ru. Адрес электронной почты издательства и редакции: main@naukaspb.spb.ru (с указанием — для «Ботанического журнала»).

Статьи следует направлять по адресу:

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ

Требования к авторским изобразительным оригиналам

Фотография, рисунок.

— Изображения на фотографии должны быть четкими, но не очень контрастными.
— Зернистость фотографии не должна быть заметной.
— На фотографиях не должно быть механических повреждений (трещин, заломов) на информативно-важных участках изображения.
— Масштаб вопроизведения должен быть не более 150 %.
— Изображения, имеющие растр, технически непригодны.
— Фотографии должны быть представлены в 2 экземплярах размером не более 210 × 297 мм и не менее 50 × 60 мм.

Принтерная распечатка электронной версии и ксерокопия не может служить оригиналом, необходимо прикладывать оригинальные файлы, с которых была получена эта распечатка.

Цифровые изображения.

— Цифровые изображения, предоставляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5″, CD, MO (до 640 мб), ZIP (100 мб), Flash. Носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.
— Векторная (штриховая) графика принимается в виде файлов программы, в которой были созданы и файлы программы CorelDRAW — cdr (версий 7-11).
— Растровая (штриховая) графика принимается в виде факлов программы, в которой были созданы, а также в виде файлов с разрешением: *.tif, *.jpg, *.psd, *.eps.
— Тоновые (растровые) изображения принимаются в виде файлов программы, в которой были созданы: *.tif, *.jpg (не должно быть компрессии с потерями), psd.
— Комбинированные изображения (тоновое изображение со штриховыми элементами) принимается в виде файлов программы, которая их породила, и файлов программы CorelDRAW — cdr (версий 7-11).
— Обязательно наличие распечатки предоставляемого файла.
— Цифровые изображения сопровождаются оригиналом (с чего были оцифрованы).
— Не рекомендуется использовать шрифты менее 5 кегля для одноцветных и 8 кегля для цветных изображений, а также линии толщиной менее 0.15 мм.
— Рекомендуется к файлам прилагать используемые шрифты.
— Реальный размер изображения в электронном виде должен соответствовать размерам оригинала (при требуемом разрешении).
— Изображения должны иметь разрешение: тоновые иллюстрации — 300—600 dpi, комбинированные — 300—600 dpi, штриховая графика — 600 dpi, штриховая графика, насыщенная мелкими информативно-важными элементами — до 1200 dpi.
— Многослойные файлы предоставляются без сведения слоев.

Примечание.

Во всех случаях, непредусмотренных в настоящем документе, вопрос о приеме иллюстративного материала решается на этапе предварительного просмотра.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 6)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 6)

ДЛЯ ЗАМЕТОК

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 6. 785—920.